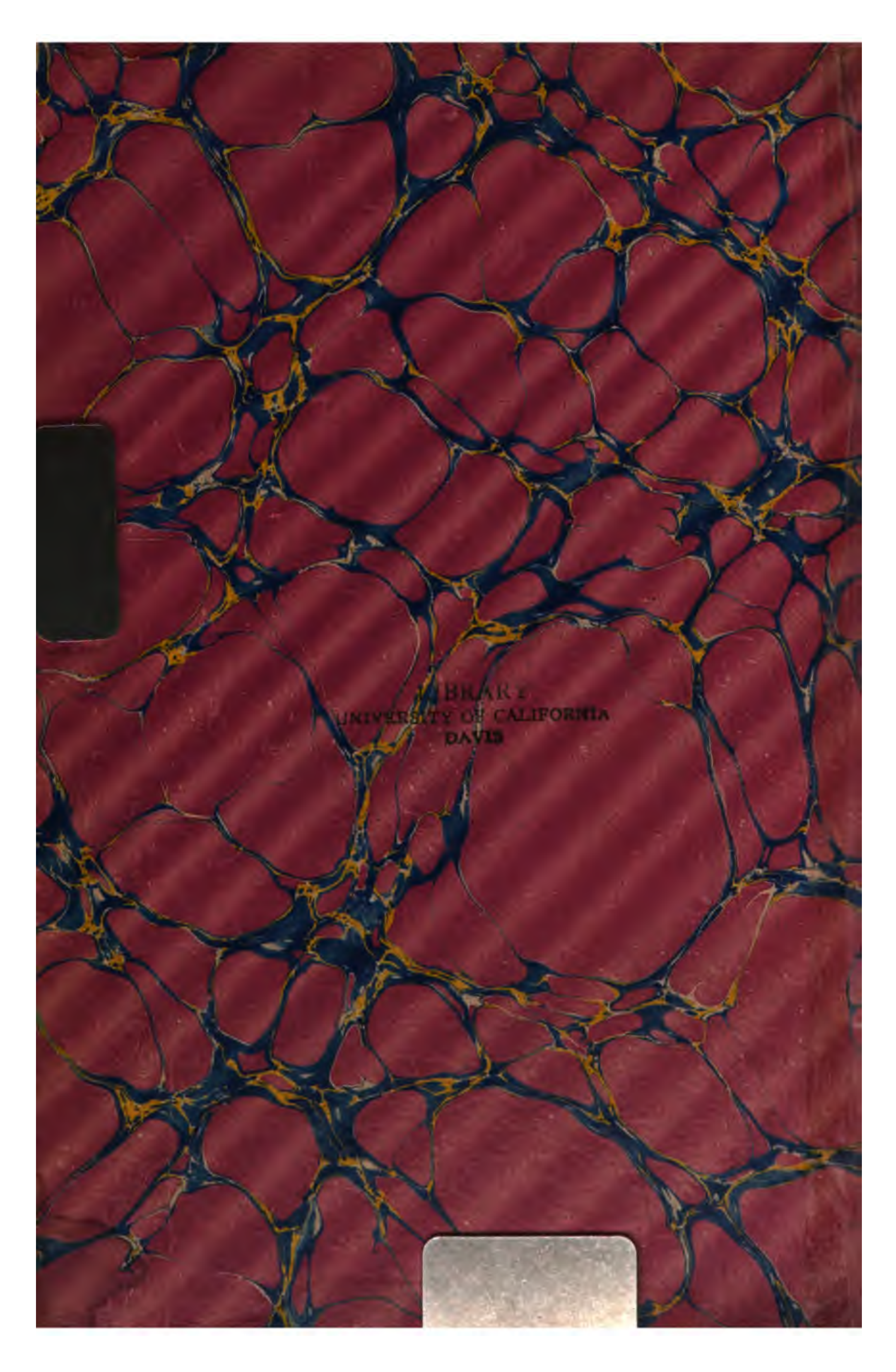


LIBRARY
UNIVERSITY OF CALIFORNIA
DAVIS





60-

(106)

DIE

STÄMME DES THIERREICHES

VON

M. NEUMAYR.

WIRBELLOSE THIERE.

ERSTER BAND

MIT 192 TEXTBILDERN.

WIEN UND PRAG.

VERLAG VON F. TEMPSKY,

BUCHHÄNDLER DER KAISERLICHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN IN WIEN

1889.

Druck von Adolf Holzhausen,
k. k. Hof- und Universitäts-Buchdrucker in Wien.

Vorwort.

Auf keinem Gebiete naturgeschichtlicher Forschung ist die Abstammungslehre berufen, einen grösseren Einfluss zu üben als in der Paläontologie, welche die Geschichte organischen Lebens zu schreiben, dessen allmälige Entwicklung zu beobachten berufen ist. Nirgends aber sind auch die Schwierigkeiten für ein richtiges Urtheil und die Gefahren, auf Abwege zu gerathen, grösser als hier. Bedächtig und ohne Ueberstürzung, vielleicht zu langsam, hat die grosse Mehrzahl der Paläontologen die Anschauungen der durch Darwin erneuerten Lehre aufgenommen und bei ihren Arbeiten in Anwendung gebracht, aber trotz dieser Bedachtsamkeit hat in den 29 Jahren seit dem Erscheinen von Darwin's »Entstehung der Arten« die ganze Paläontologie ein wesentlich anderes Gepräge erhalten.

Wer die biologische Literatur in diesem Zeitraume verfolgt und prüft, wird fast auf jedem Gebiete einen merkbaren Unterschied finden zwischen Auffassung und Darstellungsweise derjenigen, welche zur Zeit des Erscheinens von Darwin's Werk schon als fertig gebildete wissenschaftliche Individualitäten dastanden, und zwischen der Anschauung der jüngeren Generation, welche ihre Studien unter dem Einflusse der Darwin'schen Lehre begonnen und diese vom Anfange an in sich aufgenommen haben.

Ich selbst bin wohl einer der ältesten unter dieser letzteren Kategorie meiner engeren Fachgenossen; die erste ernsthafte Beschäftigung mit Naturgeschichte fand bei mir eben zu der Zeit statt, als die Abstammungslehre Wurzel zu schlagen angefangen hatte. Mit herzlich wenig Kritik, aber mit um so grösserer Begeisterung schloss ich mich den neuen Anschauungen an; sobald ich überhaupt einige wissenschaftliche Selbstständigkeit gewonnen hatte, stand mir als Aufgabe die Verfolgung der Descendenz auf geologischem und paläontologischem Gebiete vor Augen, und ich habe dieselbe während der Reihe von Jahren, welche seither verflossen ist, nie vernachlässigt. Sehr bald gestaltete sich mir der Plan, von diesem Standpunkte aus die gesammte fossile Thierwelt in einem zusammenfassenden Werke darzustellen, durch viele Jahre wurden zu diesem Zwecke Vorarbeiten gemacht, Thatsachen gesammelt und einzelne Ergebnisse in vorläufigen Mittheilungen bekannt gemacht.

Der Theil dieses Werkes, welcher die wirbellosen Thiere behandelt, ist nun so weit gediehen, dass der erste Band erscheinen kann und der zweite der Vollendung nahe ist. Allerdings hat sich die Arbeit im Laufe der Zeit sehr wesentlich anders gestaltet, als sie der Phantasie des Anfängers vorgeschwebt hatte. Die rein theoretische Seite des Gegenstandes und die ausgesprochene Tendenz, nur auf dem ganzen Gebiete nach Belegen für die Veränderung der Formen zu suchen, trat mehr und mehr in den Hintergrund, und es ergab sich dafür die Nothwendigkeit einer kritischen Durcharbeitung der gesammten Morphologie der fossilen wirbellosen Thiere, aus welcher sich dann von selbst die theoretisch wichtigen Punkte abhoben. Die Verwerthung dieser Ergebnisse findet sich wenigstens zum Theile in dem ersten Capitel des vorliegenden Bandes, welches eine Darstellung der Descendenztheorie mit besonderer Hervorhebung der Beziehungen zur Paläontologie und Geologie enthält.

Der ganze Charakter des Buches bringt es mit sich, dass verschiedene Abtheilungen des Thierreiches sehr ungleichmässig dargestellt sind; solche Gruppen, über welche bisher nur eine Menge systematischer Einzelheiten, aber keine genügende Grundlage für eine rationelle morphologische Behandlung der fossilen Formen vorliegt, z. B. Radiolarien und Bryozoen, wurden nur ganz kurz und flüchtig geschildert, während andere, bei denen das entgegengesetzte Verhältniss herrscht, in grosser Ausführlichkeit besprochen sind.

Die Systematik ist nur da berührt, wo aus neuer morphologischer Betrachtung sich eine Aenderung der bisherigen Auffassung nach jener Richtung ergibt; eine eingehendere Behandlung schien überflüssig, da in neuerer Zeit eine Anzahl von Werken über diesen Gegenstand erschienen ist und namentlich Zittel's »Handbuch der Paläontologie« einen trefflichen Ueberblick über das ganze Gebiet gibt. Jeder, der aus dem vorliegenden Werke nicht nur eine allgemeine Orientirung schöpfen, sondern tiefer eindringen will, wird beim Studium stets Zittel's Handbuch zu Rathe ziehen müssen.

Der Betrachtung jeder einzelnen der grösseren Abtheilungen ist eine elementare Darstellung ihrer wichtigsten Eigenthümlichkeiten und der wesentlichsten Kennzeichen, die in Betracht kommen, vorausgeschickt, um nicht nur dem Fachmanne, sondern auch dem Anfänger auf diesem Gebiete und überhaupt jedem naturwissenschaftlich Gebildeten das Verständniss zu ermöglichen. Besondere Aufmerksamkeit ist dem Zusammenhange der Paläontologie mit der Zoologie gewidmet, in der Hoffnung, dass das Buch nicht nur für den Paläontologen von Werth sein könne, sondern sich auch Zoologen in demselben über das Vielen unter ihnen so auffallend fremde Nachbargebiet Rath holen werden.

Wien, den 24. October 1888.

M. Neumayr.

Inhalt.

Berichtigungen.

Seite 1, Zeile 2 von oben lies geologische statt zoologische.
» 34, » 2 » » » allbekannte statt altbekannte.
» 70, Anmerkung » *Ichthyosaurus* statt *Ichtyosaurus.*
» 74, Zeile 6 von oben » *Lobolithes* statt *Lobulites.*
» 109, » 31 » » ist das Komma zu streichen.
» 109, » 32 » » lies entgegensetzt statt entgegengesetzt wird.
» 128, » 3 » unten » Brackwasserformen statt Cardien.
» 201, » 6 » oben » Silurformation statt Kohlenformation.
» 230, » 1 » » » dagegen statt und.
» 320, » 7 » unten » welchen statt welche.
» 372, » 20 » » ist nach Ambulacralzonen einzufügen schmal.
» 409, » 28 » oben lies *Aristocystites* statt *Arystocystites.*

1. Capitel. Einleitung.

Inhalt der Paläontologie. — Erhaltung der Versteinerungen. — Die zoologische Aufeinanderfolge. — Lückenhaftigkeit der Ueberlieferung. — Die Abstammungslehre. — Die Veränderlichkeit der Arten. — Züchtungsversuche. — Geographische Verbreitung der Thiere. — Die paläontologischen Formenreihen. — Die paläontologische Systematik. — Betrag der Veränderung. — Die ältesten Faunen und das Eozoon. — Die Stammbäume. — Embryologie und vergleichende Anatomie. — Urzeugung. — Natürliche Zuchtwahl und Kampf ums Dasein. — Anpassung und Mimicry. — Rudimentäre Organe. — Morphologische Charaktere; Correlation; sexuelle Zuchtwahl. — Vervollkommnung. — Differencirung. — Die individuellen Abweichungen. — Ursachen der Variabilität. — Phyletische Lebenskraft. — Das Aussterben der Arten. — Einwürfe gegen die Abstammungslehre.

Inhalt der Paläontologie.

Die Paläontologie befasst sich mit der Untersuchung der Thier- und Pflanzenwelt, welche vor der Jetztzeit auf der Erde gelebt hat. Bei der Untersuchung der Thierreste, welche uns hier beschäftigen werden, geht dieselbe nach den gleichen Grundsätzen vor, welche in der Zoologie zur Anwendung kommen, und steht mit dieser Wissenschaft in innigstem Zusammenhange, so dass eine scharfe Trennung beider Gebiete kaum möglich ist. Die Scheidung zwischen der Jetztzeit und den früheren Abschnitten der Erdgeschichte ist in vieler Beziehung eine ziemlich willkürliche; zu der ersteren rechnen wir jenen Zeitraum, innerhalb dessen in der Vertheilung von Wasser und Land, in dem Niveau der Flussläufe, in den klimatischen Verhältnissen keine wesentlichen Verschiebungen zu beobachten sind, und während dessen in den Merkmalen und der Verbreitung der Pflanzen und Thiere auf der Erde keine bedeutenden Veränderungen sich geltend gemacht haben, mit Ausnahme derjenigen, welche der Mensch durch sein Eingreifen bewirkt. Wohl ist dadurch in den grossen Hauptzügen eine Grenze gegeben, aber in zahlreichen einzelnen Fällen ist es trotzdem so ziemlich willkürlich, ob ein Vorkommen auf die eine oder auf die andere Seite gerechnet werden soll. Wenn wir z. B. in einer Lehmschicht die Reste des Mammuth, des wollhaarigen Rhinoceros zusammen mit den rohen, aus Feuerstein gefertigten Waffen und Werkzeugen eines uralten Menschenstammes finden, so kann kein Zweifel bestehen, dass die Untersuchung jener Thierreste

Aufgabe des Paläontologen ist; in einer etwas jüngeren Bildung finden wir dann etwas besser gearbeitete Waffen aus Stein, die aber noch nicht polirt sind, oder Werkzeuge aus Horn und Bein zusammen mit Resten des Renthieres; dann treffen wir an einem anderen Orte Reste von Thieren, die zum grösseren Theile noch jetzt dieselbe Gegend bewohnen, sowie Spuren von Ackerbau und Viehzucht, die Steinwerkzeuge sind sorgfältig polirt, es stellen sich allmälig Bronzegeräthe, später solche aus Eisen ein, bis wir endlich an jenen Punkt kommen, wo sich ein Zusammenhang mit der durch geschichtliche Aufzeichnung überlieferten Entwicklung erkennen oder wenigstens vermuthen lässt. Wo liegt hier die Grenze, bei der man sagen kann, die Thierreste der älteren Ablagerung gehören noch dem Paläontologen zu, die der jüngeren dem Zoologen? Hier verschwimmen die verschiedenen Gebiete ineinander und dieser Umstand lässt uns deutlicher als irgend ein anderer die innige Verbindung der Paläontologie mit Zoologie und Botanik erkennen.

Man hört bisweilen die Ansicht, die Paläontologie sei die Lehre von den ausgestorbenen Organismen; allein wenn auch die grosse Mehrzahl der Thier- und Pflanzenarten, welche den Gegenstand unserer Untersuchungen bilden, jetzt erloschen ist, so ist dies doch nicht durchgängig der Fall, und die Tertiär- und Diluvialzeit enthält eine Menge von Arten, die von jetzt lebenden nicht zu unterscheiden sind; auf der anderen Seite kann man die zahlreichen Thier- und Pflanzenformen, die in den letzten Jahrhunderten und Jahrzehnten namentlich auf oceanischen Inseln durch den Menschen und die von ihm eingeführten Thiere und Pflanzen verdrängt worden sind, nicht wohl der Paläontologie zuweisen. Ebenso verhält es sich mit der Behauptung, dass die Paläontologie die Lehre von den Versteinerungen sei, denn viele Reste der Vorzeit, z. B. die mit Haaren, Haut und allen Weichtheilen im Eise Sibiriens eingeschlossenen Elephanten und Nashörner, sind nichts weniger als versteinert, während z. B. der noch heute unter unseren Augen sich bildende Travertin von Tivoli fortwährend Blätter und andere Reste umhüllt und versteinert.

Erhaltung der Versteinerungen.

Wenn aber auch die Veränderungen, welche die Thierreste im Laufe der Zeit erleiden und die man als Versteinerungsprocess oder Fossilisation zusammenfasst, nicht ein unbedingtes und durchgreifendes Merkmal für die Abgrenzung des Gegenstandes der Paläontologie bieten, so sind sie trotzdem von allergrösster Bedeutung. Sie bedingen bei aller Verwandtschaft des Gegenstandes doch eine tiefgreifende Verschiedenheit zwischen den Untersuchungsmethoden der Paläontologie und denjenigen der Zoologie; diese letztere hat für ihre Beobachtungen die frischen, vollständigen Naturkörper vor sich, die äussere Gestalt und Färbung, der anatomische Bau, die feine Structur aller Gewebe, die allmälige

Entwicklung vom ersten Keime bis zum reifen, ausgewachsenen Thiere liegt vor Augen und gestattet einen tiefen Einblick in die Organisation und den Zusammenhang der Geschöpfe. Ganz anders verhält es sich bei den Ueberresten der Vorzeit; mit Ausnahme überaus seltener, vollständig vereinzelter Fälle gehen alle Weichtheile verloren, nur die Hartgebilde können sich erhalten, auch diese werden oft in weitgehendem Maasse verändert, und überdies wird bei solchen Vorkommnissen, welche, wie z. B. die Knochengerüste der Wirbelthiere, aus zahlreichen, lose mit einander verbundenen Stücken bestehen, der Zusammenhang sehr häufig zerstört, so dass uns nur die zerstreuten Bruchstücke vorliegen.

Diese ungünstigen Verhältnisse erschweren natürlich die Aufgabe des Paläontologen im höchsten Grade, und in der That bedarf es der grössten Ausdauer und der schärfsten Aufmerksamkeit, um trotz aller Schwierigkeiten, wenn auch nicht immer, so doch in der grossen Mehrzahl der Fälle eine sichere Deutung der Fossilreste zu finden. Vor Allem müssen wir uns ein Bild von jenen Vorgängen zu machen suchen, welche Erhaltung und Erhaltungszustand der Thierreste bedingen, wir müssen wissen, welche Veränderungen diese überhaupt erleiden, um sie richtig beurtheilen zu können.

Es wäre ein grosser Irrthum, zu glauben, dass die Mehrzahl aller absterbenden Thiere, welche der Erhaltung fähige Hartheile besitzen, sich auch erhalten und in erkennbarer Gestalt der Folgezeit überliefert werden, ja wir haben allen Grund zur Annahme, dass dies nur bei einem verschwindend kleinen Bruchtheile der Fall ist. In erster Reihe gilt das von den das Land bewohnenden Thieren, deren Reste in der Regel unter dem Einflusse von Frost, Hitze und Atmosphärilien verschwinden und zerstört werden; ein ausserordentlich lehrreiches Beispiel dieses Vorganges schildert Marcou[1]) aus Nordamerika. »Millionen von Büffeln haben dieses Festland seit undenkbaren Zeiten bewohnt, und doch haben diese mit massigem Knochenbau ausgestatteten Thiere fast keine Spur ihrer Existenz hinterlassen; ich war auf meinen Reisen in den Staaten Ohio, Kentucky, Tennessee und Arkansas oft erstaunt, wie ausserordentlich selten bei den verschiedensten Ausgrabungen Bisonreste zum Vorschein kommen; und doch waren diese Gegenden noch vor sechzig Jahren in einer Weise von diesen gewaltigen Rindern bewohnt wie wenig andere. In den Prairien des Westens, wo noch ungeheure Büffelheerden existiren und Hunderttausende jährlich von den Jägern, Weissen wie Indianern, erlegt werden, findet man die Knochen und den Mist der Thiere in grosser Menge frei an der Oberfläche. Nun ist es bekannt, dass das Gebiet, welches diese Heerden bewohnen, sich Jahr für Jahr einengt, und dass die mächtigen Thiere, wie die Indianer, vor der Civilisation der Weissen verschwinden. Nur 15 oder höchstens 20 Jahre,

[1]) Lettres sur les roches du Jura, pag. 103.

nachdem der Bison eine Gegend verlassen hat, ist von all' den massenhaften Resten desselben, die den Boden bedeckten, nichts mehr zu sehen, und auch wenn man nachgräbt, findet man keine Spur von den zahllosen Thieren, die durch Tausende von Jahren hier gelebt haben. Viele von ihnen gehen in den Flüssen zu Grunde und werden durch den Missouri und Mississippi hinabgewälzt, allein lange, ehe sie das Delta von Louisiana und den Mexicanischen Golf erreicht haben, werden die Leichen von Fischen, Krokodilen u. s. w. gefressen, und ich bin überzeugt, dass man in den Ablagerungen, die sich im Golf von Mexico bilden, wenn sie der Untersuchung zugänglich wären, die Büffelreste nicht häufiger finden würde als etwa die Reste von *Palaeotherium* im Pariser Becken.«

So werden die Reste der Landthiere zerstört, wenn sie sich nicht in geschützten Räumen, z. B. einer Höhle, befinden oder rasch, ehe sie zerfallen, von Gesteinsmaterial bedeckt werden, was namentlich dann stattfindet, wenn sie ins Meer oder in ein Binnengewässer gelangen, in dem viel Schlamm, Sand u. s. w. zum Absatz gelangt. Etwas günstiger gestalten sich die Verhältnisse bei den Bewohnern des Wassers, allein auch hier wird die grosse Mehrzahl auch der mit Harttheilen versehenen Vorkommnisse zu Grunde gehen und nur die Minderzahl sich erhalten. Von denjenigen, welche sich im seichten Wasser, im Bereiche der Brandung aufhalten, werden die meisten Ueberreste durch das Spiel der Wogen zermalmt und zerrieben; diejenigen, welche in tiefem, ruhigem Wasser ihre Wohnsitze haben, sind zwar in der Regel vor einer derartigen mechanischen Zerstörung gesichert, sie unterliegen aber dafür nicht minder verderblicher chemischer Einwirkung; das Wasser des Meeres ist nicht mit kohlensaurem Kalke gesättigt und löst daher diesen Stoff auf, aus welchem ja weitaus die meisten mineralischen Harttheile der niederen Thiere bestehen; in Folge dessen würde das Meer auch alle Muschelschalen, Korallen u. s. w. in kürzester Zeit vernichten, wenn diese nicht durch die organischen Gewebe, welche sie durchziehen, geschützt wären. Allein dieser Schutz dauert nicht sehr lange, die organische Substanz verwest, und nun werden die kalkigen Reste aufgelöst, wenn nicht in der Zwischenzeit sich eine hinreichende Menge von neuen Absätzen um und über sie gelagert hat, um den Angriff des Wassers abzuhalten. Fossilreste werden sich also auch im Meere nur dann erhalten, wenn die Sedimentbildung verhältnissmässig rasch vor sich geht.

Aber auch die Reste, welche von Absätzen umgeben und eingeschlossen sind, können noch zerstört werden; ist das umhüllende Gestein undurchlässig für Wasser, so ist allerdings Aussicht auf Erhaltung vorhanden, wenn es dagegen durchlässig ist und das Durchsickern von Wasser gestattet, wie das z. B. in fast allen Sanden und Sandsteinen der Fall ist, so wird in der Regel der Kalkgehalt der Fossilien aus den fertigen Ablagerungen ausgelaugt und fortgeführt; es hängt also auch noch sehr wesentlich von der Art des umschliessenden

Gesteines ab, ob die Thierreste erhalten bleiben oder nicht. Sehr bedeutenden Einfluss darauf hat jedoch natürlich auch die Beschaffenheit der Ueberbleibsel selbst; oft finden wir, dass in einem Gesteine, welches eine Menge kalkiger Ueberreste, Gehäuse von Muscheln und Schnecken, Seeigel, Korallen, Kalkalgen u. s. w. führt, ein Theil derselben ausgezeichnet erhalten und wenig angegriffen ist, während andere vollständig aufgelöst sind und ihre frühere Anwesenheit nur durch die Hohlräume angedeutet wird, die sie im Gesteine zurückgelassen haben. Man bemerkt dabei, dass in einem solchen Falle Reste von Seeigeln und überhaupt von Echinodermen, Foraminiferen, Bryozoen, Kalkalgen, ferner Brachiopoden sich gewöhnlich erhalten haben; dagegen gehören Korallen, ferner die meisten Gehäuse von Muscheln und Schnecken zu denjenigen, welche in der Regel zerstört werden. Doch ist diese Regel durchaus nicht ohne Ausnahme; so finden wir, dass gewisse Muscheln, wie die Austern und Kammmuscheln, der Auflösung nicht unterliegen u. s. w.

Die Ursache dieser Erscheinung liegt darin, dass der kohlensaure Kalk sich in diesen verschiedenen Schalen und Gerüsten in verschiedener Weise ausgebildet findet. Gustav Rose hat zuerst auf bedeutende Abweichungen in dieser Hinsicht aufmerksam gemacht, welche nicht nur bei verschiedenen Formen, sondern auch z. B. in verschieden gearteten Theilen der Schale einer und derselben Muschel oder eines Schneckengehäuses vorkommen. Der kohlensaure Kalk tritt in der Natur in zweierlei Abänderungen auf, welche sich durch Krystallgestalt, Härte und Eigengewicht scharf von einander unterscheiden. Es sind das einerseits der rhomboëdrisch krystallisirende Kalkspath oder Calcit, andererseits der rhombisch krystallisirende Aragonit, und Gustav Rose[1]) war der Ansicht, dass auch in den Kalkschalen u. s. w. beiderlei Ausbildungsarten vertreten sind, und dass die Unterschiede in der Beschaffenheit dieser Theile wesentlich davon abhängen, ob sie aus Kalk oder aus Aragonit bestehen. Suess[2]) zeigte dann, dass die von Rose als aragonitisch bezeichneten Schalen verhältnissmässig leicht, die calcitischen weit schwerer zerstört und aufgelöst werden. In neuerer Zeit aber scheint aus den Untersuchungen von Gümbel[3]) hervorzugehen, dass die mineralogische Bestimmung von Aragonit und Kalkspath in den Gehäusen und Gerüsten überhaupt nicht mit Sicherheit möglich ist, und dass die Widerstandsfähigkeit weit mehr von der Structur der betreffenden Theile, als von der mineralogischen Ausbildung abhängig ist. Jedenfalls aber steht so viel fest, dass in der Löslichkeit dieser thierischen Bildungen

---

[1]) Gustav Rose, Ueber die heteromorphen Zustände des kohlensauren Kalkes. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1858.

[2]) Suess, Boden der Stadt Wien, S. 110.

[3]) Gümbel, Ueber die Beschaffenheit der Molluskenschalen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1884, S. 386.

ausserordentlich grosse Unterschiede herrschen, dass Austern, Kammmuscheln, Brachiopoden, Echinodermen, Foraminiferen weit weniger angegriffen werden als perlmutterschalige Muscheln, Korallen u. s. w.

Wenn der kohlensaure Kalk, der ein Fossil zusammensetzt, vom Wasser aufgelöst wird, so geht damit durchaus nicht immer jede Spur desselben verloren; ist das Gestein schon genügend erhärtet, so bleibt an Stelle des zerstörten Körpers ein Hohlraum zurück, der von einem in der Regel sehr genauen Abdrucke der ursprünglichen Form umgeben ist; in sehr vielen Fällen ist es dann noch möglich, eine ganz sichere Deutung der Reste vorzunehmen, entweder durch unmittelbare Untersuchung der Abdrücke, oder noch besser dadurch, dass man die Hohlräume mit Gyps, der sich allerdings gerade nicht sehr gut eignet, oder mit Glaserkitt, Guttapercha oder einer ähnlichen Masse ausgiesst oder abdrückt und so die ursprüngliche Gestalt wieder herstellt. Bisweilen ist man gar nicht genöthigt, diese Mühe selbst zu übernehmen, sondern die Natur hat dafür gesorgt; ist das Gestein genügend verfestigt, um den Abdruck zu erhalten, aber doch noch nicht in allen seinen Theilen erhärtet, so dringt in den Hohlraum noch weiche Gesteinsmasse ein, erfüllt denselben, und wir erhalten auf diese Weise die sogenannten Ausgüsse (Sculptur-Steinkerne), welche die Form des ursprünglichen Fossils, in Sandstein, Mergel oder ein ähnliches Material verwandelt, wiedergeben.

Von diesen Vorkommnissen sind sehr sorgfältig die eigentlichen oder inneren Steinkerne zu unterscheiden; wird irgend eine Mollusken- oder Echinodermenschale, eine Koralle u. s. w. vom Gestein umschlossen, so schmiegt sich dieses nicht nur allen äusseren Umrissen aufs Innigste an, sondern es dringt auch meist in alle Hohlräume, Poren und Spalten ein, formt diese ab, und wenn nun der Kalk des Fossils aufgelöst wird, so bleibt dieser innere Abguss zurück. Haben wir es mit ausserordentlich dünnschaligen, zart gebauten Resten zu thun, so wird, wie z. B. bei vielen Ammoniten, zwischen der Gestalt des vollständigen Stückes und derjenigen des Steinkernes kein grosser Unterschied vorhanden sein und auch der letztere wird die Bestimmung der Art ermöglichen; in der grossen Mehrzahl der Fälle aber verhält sich das nicht so und sind zwischen Steinkern und Schalenexemplar sehr bedeutende Abweichungen vorhanden, die bei der Beurtheilung der ersteren sehr grosse Vorsicht nöthig machen. In vielen Fällen ist die Abweichung eine so grosse, dass nur ein sehr geübter Paläontologe diese Gebilde auf den ersten Blick zu deuten vermag, und den Anfänger und Dilettanten setzt nichts mehr in Verlegenheit als diese oft äusserst seltsamen Gebilde.

Vorgänge anderer Art als die bisher geschilderten greifen Platz, wenn nicht einfache Auflösung und Steinkernbildung eintritt, sondern die Schalen und Gerüste in mehr oder weniger veränderter Beschaffenheit erhalten bleiben. Wir wollen die Schicksale einer beliebigen Muschelschale verfolgen, welche in

einem für die Erhaltung sich eignenden Gesteine eingeschlossen ist; vor Allem gehen die organischen Substanzen, welche in der Schale vorhanden waren, zu Grunde, sie verwesen und die Muschel wird dadurch leichter, porös und zerreiblich; in diesem Zustande findet man vielfach die Molluskenreste, die dann, eine Zeit lang in einer Sammlung aufbewahrt, sehr geneigt sind, zu zerfallen, wenn man nicht durch Tränkung mit Gummi, Leimwasser, Wasserglas oder anderen ähnlichen Stoffen dafür gesorgt hat, ihnen mehr Festigkeit zu geben.

Einen weiteren Schritt in der Umänderung bildet nun in der Natur die Infiltration der porösen Schale mit irgendwelchen Minerallösungen, der eigentliche Versteinerungsprocess; der häufigste Fall ist, dass kohlensaurer Kalk eindringt und dadurch eine sehr feste Beschaffenheit der Schale herbeigeführt wird, in der aber doch meist noch der ursprüngliche mikroskopische Bau erhalten bleibt, während allerdings bisweilen das Ganze in eine gleichmässige Kalkspathmasse verwandelt wird. Ein anderer Vorgang ist die Verkieselung, indem durch die circulirenden Gewässer Kieselsäure (Quarz, Hornstein) in den Schalen abgesetzt wird, wobei in der Regel der ganze Kalk weggeführt wird, so dass eine reine Kieselschale zurückbleibt; oft kann man beobachten, dass dieser Process von einzelnen Infiltrationspunkten ausgeht, um welche sich weisse Kieselringe concentrisch legen. Solche verkieselte Versteinerungen sind dem Paläontologen sehr willkommen, da sie ihm oft die Gelegenheit bieten, mit geringer Mühe Präparate von ausserordentlicher Zartheit von manchen schwer zu beobachtenden Theilen zu erhalten, deren Untersuchung sonst nur mit der grössten Schwierigkeit und kaum jemals in solcher Vollständigkeit möglich ist. Der Quarz oder Hornstein, in den die Versteinerungen verwandelt werden, wird bekanntlich von Salzsäure und ähnlichen Säuren nicht angegriffen, während diese den Kalkstein, welcher die verkieselten Reste meist umschliesst, mit Leichtigkeit auflösen. Bei gut verkieselten Resten genügt es daher, sie sammt noch anhaftenden Gesteinsstückchen in verdünnte Salzsäure zu legen, um sie von innen und aussen vollständig rein zu erhalten. Namentlich bei den Brachiopoden, welche grossentheils im Innern ihrer Schale überaus zarte Gerüste enthalten, erhält man auf diese Weise Präparate von unübertrefflicher Schönheit.

Eine andere Art der Erhaltung ist die Verkiesung (wohl zu unterscheiden von der eben besprochenen Verkieselung); hier wird die ganze Schale in goldglänzenden Schwefelkies (Schwefeleisen) verwandelt, wie das namentlich in thonigen oder wenigstens stark thonhaltigen Gesteinen vorzukommen pflegt; der Eisengehalt, den fast alle Thone aufzuweisen haben, liefert das Eisen, während der Schwefel von dem Gehalt des Meerwassers an schwefelsaurem Kalk herrührt, eine Auffassung, welche dadurch bestätigt wird, dass verkieste Versteinerungen fast nur in marinen Schichten vorkommen. Dabei sind zweierlei Ausbildungsarten des Schwefelkieses vorhanden; manche Versteinerungen sind in den würfelförmig (regulär) krystallisirenden Schwefelkies, den sogenannten

Pyrit, umgewandelt, der in Berührung mit Wasser und Luft sich in Eisenoxydhydrat, in Brauneisenstein, umwandelt, wodurch die Reste zwar ihren schönen Glanz verlieren, aber doch ihre Form behalten; anders verhält sich dagegen die Sache, wenn das Versteinerungsmittel rhombischer Schwefelkies, der sogenannte Markasit oder Wasserkies ist; dieser hat die schlimme Eigenschaft, sich an der Luft in einiger Zeit in Eisenvitriol zu verwandeln, dabei blähen sich die Fossilien auf, zerspringen, zerfallen in ein missfarbiges Pulver, und so gehen alle in Markasit umgewandelten Stücke, die in Sammlungen liegen, dem Untergange entgegen, wenn es nicht gelingt, sie durch Aufbewahrung in Glycerin oder Petroleum zu retten.

Neben diesen häufig vorkommenden Versteinerungsmitteln, neben Kalk, Kiesel, Schwefelkies und Brauneisenstein lässt sich noch eine Menge anderer Mineralien nennen, welche in meist seltenen Ausnahmsfällen die ursprüngliche Schale ersetzen; zu den bekanntesten gehören Rotheisenstein, Eisenglanz, Spatheisenstein, Bleiglanz, Malachit, Schwefel, Schwerspath, Cölestin, Flussspath, Magnesit, Talk, ja in neuerer Zeit ist sogar ein höchst merkwürdiger, aber allerdings zweifelhafter Fund aus Südamerika bekannt geworden, ein Ammonit, der ganz in gediegenes Silber verwandelt ist.

Wir haben die Veränderungen betrachtet, welche mit Resten aus kohlensaurem Kalke, den häufigsten von allen, vor sich gehen; ähnliche Vorgänge stellen sich auch bei den aus phosphorsaurem Kalke bestehenden Knochen der Wirbelthiere ein, nur mit dem Unterschiede, dass dieser Stoff schwerer in Wasser löslich ist, und dass in Folge dessen sie sich viel öfter unverändert erhalten, und in noch höherem Maasse ist das bei den Zähnen der Fall, welche unter allen Thierresten der Zerstörung die grösste Widerstandskraft entgegensetzen.

Ausser den mineralischen Hartheilen erhält sich nur sehr wenig von den Thieren: verschiedene Weichtheile können unter seltenen günstigen Umständen auf feinem Schlamme bleibende Eindrücke hinterlassen, diese Theile selbst aber gehen fast ausnahmslos verloren; nur wenige aus organischen Substanzen zusammengesetzte feste Gebilde von horniger Beschaffenheit sind befähigt, sich zu erhalten.

Vor Allem ergibt sich aus dem mangelhaften Zustande der Versteinerungen eines, dass nämlich eine vernunftgemässe Untersuchung und eine richtige Deutung derselben nur von der genauen Kenntniss der lebenden Formen, ihres anatomischen Baues und ihrer embryologischen Entwicklung ausgehen kann; nur durch den Vergleich mit den jetzigen Lebewesen können wir die Geschöpfe der Vorzeit verstehen, und nur im innigsten Anschlusse an die Zoologie ist eine wissenschaftliche Behandlung der Paläontologie möglich. Wohl gibt es vereinzelte ausgestorbene Gruppen, die in ihrem Baue von allen lebenden Thieren so weit abweichen, dass für rein systematische Einzeluntersuchungen

der Paläontologe sich bis zu einem gewissen Grade selbstständig machen kann und muss; aber auch hier sind alle allgemeineren Resultate nur durch den Vergleich mit lebenden Verwandten möglich. Bei gewissen uralten Vorkommnissen aus der frühesten Vorzeit sind die Abweichungen so gross, dass man noch kein nahe verwandtes lebendes Original zum Vergleiche hat heranziehen können, und hier steht der Paläontologe rathlos vor einer unlösbaren Aufgabe, er kann solche Dinge ihrer Gestalt und Structur nach mit der grössten Genauigkeit beschreiben, aber ihre Bedeutung ist ihm ein vollständiges Räthsel.

Die geologische Aufeinanderfolge.

Schwierigkeiten ganz ähnlicher Art wie diejenigen, welche die Wiederherstellung des einzelnen Stückes aus seinen dürftigen versteinerten Resten bietet, stellen sich dem Paläontologen entgegen, wenn er sich ein Bild von der gesammten Thierwelt einer früheren Periode machen will, oder wenn er sich einen Ueberblick über die Verbreitung einer Formengruppe im Verlaufe der geologischen Entwicklung der Erde verschaffen will. Von den zahllosen Thierarten, die in den ungeheuren geologischen Zeiträumen nacheinander unseren Planeten bewohnt haben, kennen wir nur einen verschwindend kleinen Theil, auch von den Gattungen, zu welchen man eine Anzahl nahe miteinander verwandter Arten vereinigen kann, ist uns gewiss die grosse Mehrzahl verloren gegangen, ja selbst von den höheren Abtheilungen, den Familien und Ordnungen sind viele, von den Classen wenigstens manche verschwunden, ohne eine Spur ihrer Existenz hinterlassen zu haben.

Von selbst muss sich dieser mangelhaften Beschaffenheit der Gegenstände und den unvollkommenen Methoden zu ihrer Bearbeitung gegenüber die Frage aufdrängen, ob denn die Paläontologie überhaupt Ergebnisse ans Licht zu fördern vermag, welche für die Gesammtkenntniss der Lebewelt auf unserer Erde von Bedeutung sind und neben den Leistungen der aus dem Vollen arbeitenden Zoologie irgend noch wesentlich in Betracht kommen können. Die Kenntniss einer Anzahl ausgestorbener Thiere, die nur im Anschluss an die jetzt lebenden verständlich sind, mag als ein immerhin ganz willkommenes Anhängsel an die Zoologie erscheinen, aber als nichts weiter.

In der That wäre dem so, wenn sich die Paläontologie nur mit der Beschreibung der Versteinerungen und ihrer Einreihung in das System befassen würde; ihre wahre Bedeutung und hervorragende Wichtigkeit für das gesammte Verständniss erhält dieselbe erst durch die Kenntniss der Aufeinanderfolge, in welcher die verschiedenen Arten und die aus denselben zusammengesetzten Thiergesellschaften auf der Erde erschienen sind. Wir lernen eine grosse Anzahl aufeinanderfolgender Abschnitte der Erdgeschichte kennen, deren jeder seine Thierwelt beherbergte, und erfahren, dass in je ältere Zeit wir zurück-

gehen, um so mehr Verschiedenheit von den jetzt lebenden Formen vorhanden ist, während die Versteinerungen späterer Zeitabschnitte sich mehr und mehr der heutigen Lebewelt nähern. Durch ein solches chronologisches System wird der Paläontologie die Möglichkeit geboten, aus einer blossen Versteinerungskunde sich zu einer Geschichte der Organismenwelt zu erheben und die Entwicklung dieser von den ältesten Urzeiten bis heute zu verfolgen. Wohl können wir diese geschichtliche Aufgabe nicht in irgend welcher Vollständigkeit lösen, es sind nur Bruchstücke, welche die Paläontologie zu geben vermag; allein gerade bei dem heute die ganze beschreibende Naturwissenschaft beherrschenden Streben, nicht nur die fertigen Formen, sondern vor Allem deren Werden und Entstehen zu erforschen, erhalten die Thatsachen der Paläontologie trotz ihrer Lückenhaftigkeit den allergrössten Werth, und von den so dürftig scheinenden Ueberresten früherer Zeiten geht ein Strom von Licht aus, das auch auf andere Wissensgebiete, vor Allem auf die Zoologie, eine fördernde Wirkung ausübt, namentlich in jenen Fragen, die mit der Darwin'schen Theorie und mit der Abstammung der Organismen zusammenhängen.

Die Angaben über die zeitliche Aufeinanderfolge der Versteinerungen erhalten wir durch eine andere Wissenschaft, durch die Geologie, die Lehre von den Massen, welche den Erdkörper zusammensetzen. Bekanntlich sind die Gesteine, welche die Thier- und Pflanzenreste der Vorwelt enthalten, fast ausnahmslos aus dem Wasser abgesetzt und zeigen in Folge dessen mehr oder weniger deutlich die Eigenthümlichkeit der Schichtung, das ganze Gestein ist durch parallele Fugen, die »Schichtflächen«, in ursprünglich wagrechte Bänke oder Schichten getheilt, welche dadurch entstanden sind, dass während ungeheuer langer Zeiträume sich einzelne Lagen von Gesteinsmaterial übereinander am Grunde des Wassers ausgebreitet haben. Es ist demnach selbstverständlich, dass da, wo wir eine Anzahl von Schichten übereinander in der Natur auftreten sehen, die unterste sich zuerst, die oberste zuletzt gebildet hat, dass die Reihenfolge, in welcher die Bänke übereinander liegen, uns die Altersfolge ihrer Entstehung ausdrückt. Wenn man nun die Versteinerungen, welche die einzelnen Schichten enthalten, gesondert sammelt, so erhält man auch die Reste der Thiere, welche zur Zeit der Bildung jener Gesteine gelebt haben, in der Reihe ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge.

Wenn man nun derartige Untersuchungen an einer sehr grossen Anzahl von Punkten in den verschiedensten Gegenden anstellt und die Funde vergleicht, so überzeugt man sich bald, dass die Vertheilung der Versteinerungen in den Schichten keine zufällige, sondern eine gesetzmässige ist, dass vielfach dieselben Thierarten in derselben Reihenfolge in weit voneinander entfernten Punkten auftreten. Man kam zu dem Ergebnisse, dass die durch gleiche Fossilreste ausgezeichneten Schichten demselben geologischen Abschnitte angehören, »gleichaltrig« sind, und dass man eine grosse Anzahl solcher Abschnitte unter-

scheiden kann, deren jeder durch ihm eigenthümliche Thier- und Pflanzenformen charakterisirt ist.

Die Auffassung dieser Thatsachen war zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene; als man sich von der allgemeinen Bedeutung derselben überzeugte, nahm man an, dass in der Geschichte der Erde eine kleine Anzahl bedeutender Hauptabschnitte aufeinanderfolgten, jeder durch eine durchaus eigenthümliche Schöpfung ausgezeichnet, die am Ende einer Epoche durch eine grosse Umwälzung vertilgt und dann durch eine vollständige Neuerschaffung ersetzt wurde. Die grossen Abschnitte dieser »Kataklysmen- oder Katastrophentheorie« wurden als geologische Formationen bezeichnet, die auch jetzt noch in der Eintheilung der Reihe der Ablagerungen festgehalten werden. Allmälig überzeugte man sich jedoch, dass auch innerhalb der Formationen die Bevölkerung sich nicht gleich bleibt, sondern mehrfach wechselt; man sah sich daher gezwungen, innerhalb jener wieder Unterabtheilungen, die »Etagen« oder »Stufen«, festzuhalten, deren jede einer Neuschöpfung entsprechen sollte. Allein mit fortschreitender Kenntniss zeigte es sich, dass nicht nur aneinander grenzende Stufen einer Formation, sondern auch verschiedene, aber benachbarte Formationen eine Anzahl von Arten miteinander gemein haben können; man sah ferner, dass selbst innerhalb der Stufen wieder paläontologisch gut gekennzeichnete Abschnitte angebracht werden können, die durchaus nicht immer durch scharfe Grenzen voneinander getrennt sind. Man kam dadurch zur Erkenntniss, dass allgemeine Unterbrechungen des organischen Lebens auf der Erde überhaupt nicht dagewesen sind, sondern dass eine zusammenhängende Entwicklung des Thier- und Pflanzenreiches von der Zeit seines Entstehens bis heute stattgefunden hat. Wenn uns trotzdem Lücken in der Ueberlieferung entgegentreten, so beruht diese Erscheinung nicht auf einer wirklichen Unterbrechung des Lebens auf der Erde, sie lassen sich im Gegentheile auf rein örtliche Ursachen zurückführen, indem in den fast allein genau untersuchten Gegenden Europas und Nordamerikas zeitweilig der zusammenhängenden Entwicklung ungünstige Verhältnisse eintraten, während dieselbe in anderen Gegenden ungestört fortdauerte. Solche Störungen können der verschiedensten Art sein, es können mächtige versteinerungsarme Felsmassen sich der Reihenfolge der Schichten einschalten, oder bisheriger Meeresgrund wurde trockengelegt, um später wieder untergetaucht zu werden. Jedenfalls sind, wie man sich jetzt hinreichend überzeugt hat, alle die vermeintlichen Unterbrechungen nur derartiger localer Natur; Umwälzungen, welche das Leben über die ganze Erde ausgetilgt haben, sind nie vorgekommen.

In der ungeheuren Masse der geschichteten Ablagerungen hat die Geologie eine sehr grosse Anzahl von Abtheilungen unterschieden, ein complicirtes System, dessen Hauptzüge wir hier kurz anführen müssen, da die Namen der grösseren Gruppen uns im weiteren Verlaufe der Darstellung überaus häufig

begegnen werden, während eine Aufzählung der Unterabtheilungen hier keinerlei Werth hat. Man unterscheidet:

IV. Känozoische Periode.
- 11. Jetztzeit.
- 10. Diluvial- oder Quartärformation.
- 9. Tertiärformation.
  - *d*) Pliocänstufe.
  - *c*) Miocänstufe.
  - *b*) Oligocänstufe.
  - *a*) Eocänstufe.

III. Mesozoische Periode.
- 8. Kreideformation.
- 7. Juraformation.
- 6. Triasformation.

II. Paläozoische Periode.
- 5. Permformation.
- 4. Kohlenformation.
- 3. Devonformation.
- 2. Silurformation.
- 1. Cambrische Formation.

I. Archaische Periode.

Der archaischen Periode gehören jene ungeheuren Massen von Gneissen, Glimmerschiefern, Phylliten und anderen krystallinischen Schiefern an, welche zusammen mit Marmor und Quarzit in riesiger Verbreitung die Unterlage bilden, über welcher die ältesten versteinerungsführenden Ablagerungen sich erheben. Deutliche Fossilreste sind in archaischen Bildungen noch nicht gefunden worden, doch kann aus mehrfachen Gründen, namentlich nach dem Auftreten von kohlensaurem Kalk, von kohligen Substanzen und Bitumen nicht gezweifelt werden, dass thierisches und pflanzliches Leben schon in jener Zeit auf der Erde existirt hat. Sichere Spuren desselben finden wir erst in der paläozoischen Periode, deren erste Abtheilung, die cambrische Formation, uns nur verhältnissmässig dürftige Thierreste bietet; vor Allem ist es die eigenthümliche Crustaceengruppe der Trilobiten, welche hier das dominirende Element der Fauna bildet, daneben treten Brachiopoden, einige Echinodermen (Cystideen) und vereinzelte Vertreter verschiedener anderer Thierfamilien entgegen, doch ist noch keine Spur des höchstorganisirten Typus, der Wirbelthiere, vorhanden.

Diese begegnen uns erst in der folgenden, in der silurischen Formation, allerdings noch dürftig genug durch eine ziemlich geringe Anzahl von Fischen vertreten, während die verschiedensten Abtheilungen der wirbellosen Thiere in reichster Entwicklung vorhanden sind. Zahlreiche Korallen aus der heute

ausgestorbenen Gruppe der Tetrakorallier, die räthselhaften Graptolithen, Echinodermen, unter denen die ausgestorbenen Cystideen und die heute nur mehr schwach vertretenen Crinoiden die Hauptrolle spielen, ein ganzes Heer von Brachiopoden, meist heute ausgestorbenen Gruppen angehörig, zahllose Muscheln und Schnecken von theilweise sehr fremdartigem Gepräge, Cephalopoden der mannigfaltigsten Gestalt aus der heute auf eine einzige Gattung reducirten Familie der Nautiliden, endlich eine Schaar von Krebsthieren, unter denen die seltsamen Trilobiten wieder die Hauptrolle spielen, — all' diese Formen und viele andere von geringerer Bedeutung bilden ein überaus üppiges niederes Thierleben in den Meeresräumen, während von Bewohnern des Landes und des süssen Wassers bis heute nur ein Scorpion und ein einer Maulwurfsgrille ähnliches Insect bekannt sind.[1])

Die Devonformation ist durch eine grosse Anzahl von Fischen ausgezeichnet, unter denen die ausgestorbenen Panzerfische oder Placodermen und die schmelzschuppigen Ganoiden stark hervortreten. In den anderen Classen sind einige besonders alterthümliche Typen, die Trilobiten, Nautiliden, Cystideen, in starkem Rückgange, während manche Formen, namentlich die Ammoniten und die riesigen Crustaceen aus der Familie der Eurypteriden, zu grosser Bedeutung gelangen. Im Verlaufe der Kohlenformation und des Perm gehen die alterthümlichen Formen mehr und mehr zurück, solche von modernem Gepräge kommen an ihre Stelle, und vor Allem ist das erste Auftreten von Landschnecken, das Vorkommen zahlreicher Insecten, Scorpione, Afterspinnen, Tausendfüsse, hauptsächlich aber das erste Vorkommen höherer Wirbelthiere, einer Menge von Amphibien und einiger Reptilien hervorzuheben.

Die letzte der paläozoischen Formationen, das Perm, ist in den bisher untersuchten Gegenden sehr arm an Versteinerungen, und auch der Beginn der mesozoischen Zeit ist in Europa und Nordamerika durch das Auftreten mächtiger fossilarmer Sandsteinmassen bezeichnet, und dieser grossen Lücke entsprechend ist der Charakter der Thierwelt jenseits derselben ein wesentlich anderer geworden; von den bezeichnendsten Gruppen der paläozoischen Aera sind zahlreiche einige Zeit vorher oder während der Unterbrechung ausgestorben, andere sind stark reducirt, und so sehen wir, dass Trilobiten, Cystideen, Nautiliden, verschiedene Gruppen der Brachiopoden u. s. w., die früher eine herrschende Rolle gespielt haben, theils verschwunden, theils auf ein bescheidenes Maass beschränkt sind, unter den Korallen, Seeigeln und Crinoiden sind an die Stelle der früheren Vertreter sehr wesentlich verschiedene Typen getreten

[1]) T. Thorell und Lindström, Stockholm, Svenska Akad. Handl., 1885, Bd. XXI, Nr. 9. — Peach, Nature, 1885, Bd. XXXI, S. 295. — Scudder in Zittel, Paläontologie, Bd. II, S. 753. — Brauer, Annalen des naturhistorischen Hofmuseums, Wien 1886, Bd. 1, S. 104.

und es zeigen sich die ersten Vertreter der Vögel und Säugethiere. Ihren Hauptcharakter erhält aber die mesozoische Periode durch die enorme Entwicklung der Reptilien, ferner bei den Mollusken durch die grosse Menge der Ammoniten und Belemniten.

Auch auf der Grenze zwischen mesozoischer und känozoischer Periode gehen wieder bedeutende Umgestaltungen vor sich, auf deren Wesen wir hier nicht weiter eingehen können. Vor Allem ist es das mächtige Hervortreten der Säugethiere, welches der Tertiärzeit ihren Charakter und in Verbindung mit einer der jetzigen sich nähernden Vegetation ihre Aehnlichkeit mit der Jetztzeit verleiht; die Reptilien treten zurück und nehmen eine ähnliche Stellung ein wie heute, und auch die Fischbevölkerung erhält durch das starke Vorwiegen der Knochenfische ein modernes Gepräge. Im Meere sind Ammoniten und Belemniten bis auf überaus schwache Reste verschwunden. In jeder Beziehung ist es der Beginn der Neuzeit, der uns entgegentritt, und im Verlaufe der Tertiärformation finden wir eine fortschreitende Annäherung an die heutigen Verhältnisse, zu welchen die Diluvialformation mit dem ersten Auftreten des Menschen hinüberführt.

Lückenhaftigkeit der Ueberlieferung.

Die geologischen Formationen, die wir in flüchtiger Uebersicht kennen gelernt haben, bilden den chronologischen Rahmen, innerhalb dessen sich die Geschichte der Thierwelt abspielt; es ist nun vor Allem nothwendig, zu untersuchen, wie weit das Material reicht, das uns aus jenen alten Perioden vorliegt, wie weit uns dasselbe sichere Schlüsse zu ziehen und ein Bild der alten Faunen zu entwerfen gestattet, wir müssen uns von der Grösse und Bedeutung der Lücken in der Ueberlieferung zu überzeugen suchen. Es sind das Fragen, die schon vielfach besprochen worden sind, ohne dass bisher hinreichende Klarheit erzielt worden wäre, ja es gibt wenige Punkte, bei welchen so grundverschiedene Meinungen sich oft ohne ausreichende Begründung gegenüberstehen.

Häufig wird allerdings die Grösse der Lücken überschätzt, aber wenn auf der anderen Seite Verwunderung über die grosse Anzahl der bekannt werdenden Arten von Fossilien geäussert wird, wenn selbst viele Fachleute der Ansicht sind, dass die versteinerten Reste, die wir kennen, uns ein annähernd vollständiges Bild von dem Thier- und Pflanzenleben der verschiedenen Perioden zu geben im Stande seien, beruht dies auf ganz falscher Auffassung, und wir müssen hier etwas näher auf diesen Gegenstand eingehen, dessen Verständniss eine Grundbedingung der richtigen Würdigung der paläontologischen Befunde darstellt.

Die Zahl der bisher beschriebenen jetzt lebenden Thierformen beläuft sich auf weit über 200.000 und dürfte die Ziffer 300.000 schon bald erreichen;

fossile Thierarten mögen zwischen 70.000 und 80.000 bekannt sein. Die Zahl der jetzt lebenden Formen übertrifft demnach diejenige der fossilen nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse ganz bedeutend.

Allerdings kommt das Uebergewicht der lebenden Formen fast ganz auf Rechnung der Insecten; in der Jetztwelt macht diese Classe fast drei Viertel aller bekannten Arten aus, während in fossilem Zustande verhältnissmässig sehr wenige gefunden worden sind, die nicht viel mehr als 1 Percent der Menge der lebenden ausmachen. Rechnen wir diese, sowie einige andere Abtheilungen weg, bei welchen die Verhältnisse für die Erhaltung in fossilem Zustande überaus ungünstig sind, wie alle nackten Protozoen, die Quallen und andere skeletlose Cölenteraten, die grosse Mehrzahl der Würmer, die Mantelthiere oder Tunicaten, ferner Tausendfüsse und Spinnen, die Copepoden und Phyllopoden unter den Crustaceen u. s. w., so finden wir, dass unter den übrigen, grösstentheils mit ausdauernden Harttheilen versehenen wirbellosen Thieren die vorweltlichen Repräsentanten im Ganzen zahlreicher sind als die jetzt lebenden; allein auch hier ist noch ein bedeutender Unterschied insoferne vorhanden, als dieses Ueberwiegen der fossilen Typen nur von den Meeresbewohnern als Regel gilt und hier meist in sehr ausgesprochenem Maassstabe stattfindet, während für das Festland und das süsse Wasser meist das entgegengesetzte Verhältniss herrscht.

Wir sehen also in einer Richtung eine numerische Ueberlegenheit der fossilen Vorkommnisse, die sogar in manchen Gruppen sehr beträchtlich ist; allein wir müssen uns hier sofort erinnern, dass die verglichenen Grössen ausserordentlich ungleichartig sind. In der jetzigen Schöpfung treten nur die Organismen eines einzigen kurzen Abschnittes, eines Momentes in der allgemeinen Entwicklung der Erde und ihrer Bewohner entgegen, während die Fossilien aus einer langen Reihe aufeinanderfolgender Perioden stammen, sich auf eine Menge gesonderter Abschnitte vertheilen, von denen jeder durch seine eigenthümliche Bevölkerung ausgezeichnet ist. Es ergibt sich daraus sofort das Resultat, dass die Zahl der bekannten Arten für jede einzelne dieser Abtheilungen des geologischen Systems eine verhältnissmässig sehr geringe ist, die sich mit der Summe der heute lebenden Vorkommnisse nicht im entferntesten messen kann.

Wie weit dieses Verhältniss der Mangelhaftigkeit der paläontologischen Ueberlieferung zuzuschreiben sei, ist eine Frage, die für jetzt in den günstigsten Fällen schwierig, in sehr vielen Fällen noch gar nicht entschieden werden kann. Es würde zu weit führen, diesen Gegenstand für die ganze Reihenfolge der Formationen eingehend zu besprechen, und ich begnüge mich daher, einen Fall etwas genauer darzustellen.[1])

---

[1]) Vergl. Jahrbuch der geolog. Reichsanstalt, 1878, S. 41.

Die Juraformation ist seit vielen Jahren durch eine Reihe von Geologen und Paläontologen mit besonderer Vorliebe zum Gegenstande ihrer Studien gemacht worden, und hiedurch ist sowohl die Gliederung dieses Abschnittes der Erdgeschichte in einzelne Abtheilungen, als auch deren Bevölkerung sehr genau bekannt geworden. Man kann in Europa im Jura etwa 33 wohl charakterisirte, der Zeit nach aufeinanderfolgende Unterabtheilungen, die sogenannten Zonen, unterscheiden; viele derselben sind mit gleichbleibenden Charakteren in Indien, einzelne in Südafrika, Südamerika und anderen weit entfernten Gegenden nachgewiesen worden, so dass man ihnen eine sehr weitgreifende Bedeutung zuschreiben darf. Jede dieser Zonen stellt eine selbstständige Entwicklungsphase des marinen Thierlebens dar, jede derselben enthält ihre eigene wohl charakterisirte Fauna, die mit dem vorhergehenden und nachfolgenden Abschnitte eine beträchtliche Anzahl von Arten gemein hat, aber auch durch eine bedeutende Menge eigenthümlicher Formen ausgezeichnet ist. Vom geologischen Standpunkte aus stellt die ganze Jetztzeit bis zu jener Zeit zurück, in welcher eine wesentlich andere Fauna als heute die Meere bevölkerte, d. h. mit Einschluss des ganzen Diluvium, eben auch eine Zone dar.

Die Faunen der einzelnen Jurazonen zeigen überaus verschiedene Artenzahl; die älteren Ablagerungen haben in den bisher genauer untersuchten Gegenden meist eine ziemlich ärmliche Bevölkerung, wenn auch einzelne derselben als Ausnahmen grosse Formenmannigfaltigkeit entwickeln. In den jüngeren Bildungen dagegen herrscht verhältnissmässig grosser Reichthum, und von den oberen Zonen sind einige, welche mehr als 1000 verschiedene Thierarten aufzuweisen haben. Der Grund dieser Unterschiede darf aber durchaus nicht darin gesucht werden, dass innerhalb der Juraformation zu verschiedenen Zeiten sehr grosse Verschiedenheiten in der Zahl der vorhandenen Lebewesen geherrscht hätten; die Ursache beruht im Gegentheile nur darin, dass in den bis jetzt erforschten Ländern die tieferen Theile des Jura vorherrschend in einer sehr einförmigen Ausbildungsweise entwickelt sind, in welcher eine beschränkte Artenzahl namentlich von Weichthieren lebte; es sind Ablagerungen aus mässig tiefem Wasser, während von den Küstenbildungen mit ihrer überaus mannigfaltigen Bevölkerung nur wenig gefunden worden ist. Im oberen Jura dagegen haben wir eine Menge reicher Litoralfaunen, Korallenriffe u. s. w., und in Folge dessen kennen wir hier eine so grosse Menge von Formen. Dass die Faunen in den tieferen Theilen des Jura nicht nur in unseren Sammlungen, sondern auch in Wirklichkeit ärmer gewesen seien als die der höheren Stufen, wird Niemand behaupten wollen, er müsste denn annehmen, dass in jener Zeit die Meere keine Ufer gehabt haben, oder dass die Küsten von keiner Litoralbevölkerung bewohnt gewesen seien. Es ist überhaupt kein irgend plausibler Grund für die Annahme vorhanden, dass während des Verlaufes der Juraformation wesentliche Aenderungen in dem Reichthume der Faunen vor sich gegangen seien.

Wollen wir uns überhaupt einen Begriff von der Artenmenge machen, welche damals gleichzeitig, also innerhalb einer Zone gelebt hat, so bleibt uns kein anderes Mittel als der Vergleich mit dem einzigen Zeitabschnitte, der einzigen geologischen Zone, deren Fauna uns annähernd vollständig bekannt ist, d. h. mit der Jetztzeit. Ein directer Vergleich von Zahlen ist natürlich nicht möglich, und der einzige Weg ist daher, diejenigen Factoren aufzusuchen, welche heute auf die Reichhaltigkeit der Thierwelt bestimmend einwirken, und dann zu forschen, ob diese Bedingungen in derselben Weise auch in der Jurazeit vorhanden und thätig waren, oder in welcher Richtung Abweichungen herrschten; selbstverständlich beschränken wir uns dabei auf die Meeresfauna, da von der Land- und Süsswasserbevölkerung des Jura so überaus wenig bekannt ist, dass kein sicheres Urtheil, ja nicht einmal eine leidlich wahrscheinliche Vermuthung möglich ist.

Eine erste Frage in dieser Richtung ist, ob die Mannigfaltigkeit verschiedenartiger grosser Abtheilungen des Thierreiches damals dieselbe war wie jetzt, denn offenbar muss dies auch die Zahl der einzelnen Arten wesentlich beeinflussen; unter den niederen, wirbellosen Thieren lässt sich in dieser Beziehung kein irgend nennenswerther Unterschied erkennen, wohl aber bei den höher organisirten Formen. Unter den Fischen ist die Ordnung der Teleostier oder Knochenfische, welche jetzt die grosse Hauptmasse ausmacht, im Jura nur sehr wenig verbreitet, allein dafür sehen wir in jener früheren Zeit die Abtheilung der Fische mit Schmelzschuppen, die Ganoiden, ausserordentlich entwickelt, während sie jetzt nur mehr durch die Störe im Meere vertreten ist. Aehnlich verhält es sich in anderen Abtheilungen; die marinen Säugethiere, Walfische, Delphine, Seehunde und ihre Verwandten, ferner die Seekühe oder Sirenen fehlten aller Wahrscheinlichkeit nach [1]) der Jurazeit ganz, aber an ihrer Stelle sehen wir eine Menge gewaltiger Reptilien, den *Ichthyosaurus*, eine fremdartige Form von plumpem Körperbau, mit Flossenfüssen und gewaltigem Gebiss im weiten Rachen, den *Plesiosaurus*, der seinen kleinen Kopf auf einem riesig langen, schlanken Schwanenhalse trug, den *Teleosaurus*, einen nahen Verwandten unserer jetzigen Gaviale, und eine Reihe anderer Formen, welche offenbar die Rolle spielten, welche heute den Meeressäugethieren zukommt. Wir dürfen demnach annehmen, dass in diesem Punkte kein irgend namhafter Unterschied besteht, und es dürfte diese Ansicht wohl ziemlich allgemein getheilt werden.

Bedeutend schwieriger gestaltet sich eine andere Frage, ob nämlich die einzelnen Thierformen in der Jurazeit nicht weit grössere geographische Verbreitungsbezirke hatten als jetzt; hier sind die Ansichten sehr getheilt, ja die

---

[1]) Die vereinzelten Angaben über Cetaceenwirbel aus dem englischen Jura können nicht als hinreichend beglaubigt angesehen werden.

Mehrzahl der Forscher dürfte sogar zu der Annahme neigen, dass in der That früher das Gebiet, über welches sich die Arten ausbreiteten, viel bedeutender war als heute. Es lässt sich hiefür ein ziemlich handgreiflicher Beweis beibringen, dass nämlich gleichaltrige Ablagerungen in weit voneinander entfernten Gegenden sehr oft eine verhältnissmässig grosse Zahl gleicher Arten enthalten. Allein abgesehen davon, dass man unwillkürlich die Entfernungen auf dem festen Lande, auf dem die Versteinerungsfundorte liegen, gegenüber den marinen Verhältnissen überschätzt, haben namentlich die Tiefseeuntersuchungen der letzten Jahre so wichtige neue Thatsachen in dieser Beziehung zu Tage gefördert, dass man an jener Auffassung nicht mehr festhalten kann.

Nach den Zoologen der Challenger-Expedition bleibt sich die Fauna nicht nur der eigentlichen Tiefsee, sondern schon der Regionen von 500 Faden abwärts über die ganze Welt gleich; nach Wyville Thomson haben die Gattungen, welche hier vorkommen, in der Regel allgemeine Verbreitung, und auch die Arten sind entweder universell, oder wenn sie an weit entlegenen Punkten etwas voneinander abweichen, so sind sie entschieden stellvertretend.[1]) Moseley, dem wir so interessante Untersuchungen über die Resultate jener Reise verdanken, schildert, wie anfangs Alles, Naturforscher und Schiffsofficiere, mit gespanntester Aufmerksamkeit jeden Schleppnetzzug verfolgten, wie aber endlich selbst die Zoologen in gelinde Verzweiflung geriethen, als durch drei Jahre immer und immer wieder »dieselben langweiligen Thiere« zum Vorschein kamen.[2])

Nahezu dasselbe wie für die Bewohner der Tiefen unter 500 Faden gilt auch für eine zweite Abtheilung von Geschöpfen, für diejenigen, welche weit von der Küste entfernt über den Abgründen des Meeres am Wasserspiegel oder wenig unter demselben schwimmend leben, die »pelagischen Thiere«. Auch diese sind Kosmopoliten; so fand d'Orbigny unter 29 Arten von solchen Thieren aus den Molluskenclassen der Pteropoden und Heteropoden nicht weniger als 14, die den beiden grossen Becken des atlantischen und des stillen Oceans gemeinsam zukommen. Ebenso haben auch die anderen pelagischen Schwimmer, z. B. die Cephalopoden, sehr grosse Verbreitung; diesen Vorkommnissen gegenüber können wir mit Sicherheit behaupten, dass in der Jetztzeit Formen mit ebenso grosser geographischer Verbreitung wie im Jura auftreten.

Während so eine einförmige und auf ungeheure Strecken sich gleichbleibende Fauna die grossen Tiefen und die Oberfläche des küstenfernen offenen Oceans bewohnt, sind die Ränder der Meere in der seichten Küstenzone von den überaus mannigfaltigen, meist sehr artenreichen und auf verhältnissmässig

---

[1]) Wyville Thomson, The voyage of the Challenger. The Atlantic, vol. II, pag. 353.

[2]) Moseley, Notes by a Naturalist on the Challenger, pag. 578.

geringe Strecken wechselnden Litoralfaunen wie von einem bunten Kranze umgeben, welche die weitaus grösste Zahl aller bekannten Formen geliefert haben. Dieselben Verhältnisse finden wir im Jura, wo namentlich in dem oberen Theile der Formation die verschiedenen Korallenablagerungen, ferner die als Portlandbildungen, Pterocerasschichten u. s. w. bezeichneten Vorkommnisse das genaue Gegenstück hiefür bilden und ebenso locale Faunen enthalten. Es frägt sich nun, ob sich hier Thiere von ebenso beschränkter geographischer Verbreitung finden, wie sie heute unter denselben Umständen vorkommen. Auf den ersten Blick scheint diese Frage im Hinblicke auf die zahlreichen Arten, die wir nur von einer oder von wenigen benachbarten Oertlichkeiten kennen, sehr leicht zu bejahen; allein eine genauere Prüfung ergibt, dass sich daraus kein sicherer Schluss ableiten lässt, und dass für die Mehrzahl der Fälle diese Beschränktheit des Vorkommens aller Wahrscheinlichkeit nach nur eine scheinbare ist und lediglich auf der Armuth unserer Sammlungen beruht.

Wir können jedoch auf einem anderen Wege zu einem Ergebnisse kommen; wenn wir die gleichaltrigen und ihrer ganzen Ausbildungsweise nach einander entsprechenden Küstenablagerungen des oberen Jura miteinander vergleichen, wie sie namentlich im nordwestlichen Deutschland, in Frankreich und England auftreten, so ergibt sich, dass in der Regel die einander räumlich nahe gelegenen Fundorte eine grössere Anzahl gemeinsamer Arten besitzen als die weiter voneinander entfernten, und man darf daraus schliessen, dass hier verhältnissmässig so geringe Entfernungen schon einen merklichen Einfluss auf die räumliche Begrenzung der Arten ausüben.

Wenn wir also in der Jetztzeit Formen von ebenso allgemeiner Verbreitung finden wie zur Jurazeit, und andererseits die letztere Formation ebensogut ihre localen Vorkommnisse aufzuweisen hat wie die heutige Schöpfung, so bleibt immer noch zu erwägen, ob nicht etwa die ersteren Vorkommnisse in der Vorzeit verhältnissmässig weit verbreiteter waren als jetzt. In der That finden wir, dass von den bekannten Juraablagerungen die Mehrzahl universellen, die Minderzahl localen Faunencharakter zeigt; allein trotzdem ist kein Grund für die Annahme vorhanden, dass in der That das Verhältniss damals ein anderes gewesen sei als jetzt. Auch in der Jetztzeit bedeckt das tiefe Meer ein sehr viel grösseres Areal als das seichte Wasser; vor Allem aber ist hier der Umstand von Wichtigkeit, dass die Küstenbildungen, d. h. die Heimstätten der localen Thierformen, in weit höherem Maasse der Zerstörung durch Erosion ausgesetzt sind als diejenigen tieferer Gewässer, in welchen wir die universell verbreiteten Typen vor Allem finden. Durch diese Erscheinung erklärt sich der scheinbare Gegensatz zwischen den jurassischen Vorkommnissen und denjenigen der jetzigen Meere vollkommen, ohne dass wir zu der wenig naturgemässen Annahme gezwungen wären, dass wesentliche Unterschiede in den geographischen Verhältnissen vorlägen.

Von weiteren Bedingungen, welche auf die Mannigfaltigkeit der Fauna Einfluss üben, ist die Verschiedenheit der Klimate in verschiedenen geographischen Breiten zu nennen; würde in der Jetztzeit eine gleichmässige warme Temperatur vom Aequator bis zu den Polen herrschen, so hätten wir namentlich im Meere eine zwar üppige, aber sehr gleichmässige Entwicklung der Thierwelt in weit voneinander entlegenen Gegenden zu erwarten, wir würden nicht die Unterschiede zwischen der Bevölkerung der Tropen, der gemässigten und der kalten Zone finden, welche jetzt so wesentlich dazu beitragen, einer wechselnden Formenmenge ihre Existenz zu ermöglichen. Allerdings war lange Zeit hindurch ziemlich allgemein die Ansicht verbreitet, dass in der früheren Vorzeit klimatische Unterschiede auf der Erde nicht existirt haben; allein diese Auffassung ist entschieden unrichtig, und gerade für die Jurazeit lässt sich in sehr bestimmter Weise der Einfluss der Temperaturverschiedenheit zwischen den dem Aequator und den dem Pole genäherten Gegenden nachweisen. Im Innern von Russland, auf Spitzbergen, Nowaja Semlja, im nördlichen Sibirien, im nordwestlichen Amerika und auf Grönland treten Juraablagerungen auf, die durch das häufige Vorkommen einiger, das Fehlen anderer Thierformen sehr bestimmt von allen südlicher gelegenen Bildungen desselben Zeitraumes abweichen. In derselben Weise lässt sich ein sehr deutlicher Unterschied zwischen einer nördlich gemässigten und einer äquatorialen Zone nachweisen, und auf der südlichen Halbkugel finden wir in Chile, in Südaustralien und im Caplande Jurafaunen, welchen die bezeichnenden Thiere der tropischen Gebiete fehlen und sich als Vertreter einer südlich gemässigten Zone erweisen. Ein südpolarer Gürtel kann allerdings noch nicht nachgewiesen werden, aber vermuthlich nur deshalb, weil uns aus jenen Regionen Jurabildungen überhaupt noch nicht bekannt sind.[1])

Ebenso ist es sicher, dass räumlich getrennte, durch festes Land voneinander geschiedene Meeresbecken wesentlich verschiedene Faunen enthielten, selbst wenn die gegenseitige Entfernung derselben keine bedeutende ist.[2]) Wir finden ferner, dass jene bedeutenden localen Abweichungen der Faunen, wie sie in der Jetztwelt durch äussere Verhältnisse, Tiefe des Wassers, Salzgehalt desselben, Natur des Meeresgrundes und der Küsten, Strömungen und eine Reihe ähnlicher Umstände bedingt werden, die sogenannten Faciesunterschiede auch im Jura in ganz ähnlicher Weise auftreten.

Wenn wir also auch nicht im Entferntesten im Stande sind, durch unmittelbare Gegenüberstellung von Zahlen den Vergleich zwischen der Reichhaltigkeit der Fauna, die in jedem einzelnen Zeitpunkte während der Juraformation lebte, und derjenigen der Jetztzeit zu ziehen, so haben wir doch gesehen, dass

---

[1]) Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. XLVII, S. 276.

[2]) Ebenda, Bd. L, S. 86.

alle jene Bedingungen, welche die Mannigfaltigkeit der jetzigen Bevölkerung der Meere bewirken, auch damals geherrscht haben. Wir sind daher berechtigt, anzunehmen, dass die Formenmenge gleichzeitig lebender mariner Thierarten damals ungefähr ebenso gross gewesen sei wie heute.

Allerdings lässt sich dagegen ein scheinbar sehr begründeter Einwurf erheben; nach der Abstammungslehre findet eine stete Umänderung der verschiedenen Organismen statt, so dass die Bevölkerung jedes einzelnen geologischen Zeitraumes ausschliesslich aus den unmittelbaren Nachkommen der Thiere und Pflanzen des vorhergehenden Abschnittes besteht. Dabei tritt sehr häufig der Fall ein, dass sich aus einer Art zwei oder mehrere verschiedene neue Formen entwickeln; man müsste daher von diesem Standpunkte aus eine fortwährende starke Vermehrung der Artenzahl vermuthen, ein Ergebniss, das mit der soeben begründeten Ansicht in schroffstem Gegensatze steht. Allein der erwähnten fortwährenden Vermehrung der Arten steht ein anderer Vorgang ausgleichend gegenüber, das Aussterben und Erlöschen von Formen und ganzen Formengruppen. Die Erde kann nur eine bestimmte Anzahl von Individuen ernähren; würde nun eine sehr starke Vermehrung der Arten eintreten, so würde natürlich auf jede einzelne derselben eine viel geringere Individuenzahl kommen, jede von ihnen wäre dem Aussterben in Folge dessen viel mehr ausgesetzt, und durch einen solchen Vorgang wird trotz der fortwährenden Neubildung von Arten die Gesammtzahl dieser auf ungefähr demselben Niveau erhalten. Wie unter den Individuen, so werden auch unter den Arten die minder begünstigten zerstört, die bevorzugten erhalten, und bei der grossen Ueberproduction an Formen, die seit ungeheuer langen geologischen Zeiträumen stattfindet, ist für den Reichthum der Fauna jedes Abschnittes nicht die Zahl der neuauftauchenden Stämme, sondern die Verhältnisse des Wettbewerbes um die Lebensbedingungen und die Gunst oder Ungunst dieser maassgebend. Manche Fische legen z. B. jährlich viele Tausende von Eiern, und doch findet, so weit man beurtheilen kann, keine Vermehrung der Individuenzahl dieser Arten statt, weil die meisten Eier oder jungen Thiere zu Grunde gehen und nur so viele erhalten bleiben, als im Kampfe ums Dasein existiren können, und in derselben Weise verhält es sich mit den Arten.[1])

Wir dürfen es demnach als erwiesen betrachten, dass die Mannigfaltigkeit der Meeresbevölkerung während des Jura ungefähr eben so gross war wie jetzt; nun enthält aber die letztere Formation mehr als dreissig aufeinanderfolgende Zonen, jede mit eigenthümlicher Thierwelt, und wenn auch jede von diesen mit der nächst vorhergehenden und nachfolgenden eine bedeutende Anzahl von Arten gemein hat, so muss doch die Gesammtzahl aller Formen, welche im ganzen Verlaufe der Jurazeit gelebt haben, die der jetzigen Meeres-

---

[1]) Darwin, Entstehung der Arten. 5. deutsche Ausgabe, S. 143.

bevölkerung um ein sehr Vielfaches, vielleicht um das Zehn- bis Fünfzehnfache übertroffen, dieselbe kann kaum weniger als 500.000—750.000 Arten betragen haben.

Von dieser überwältigenden Menge kennen wir nur einen verschwindend kleinen Bruchtheil; es mögen etwa 10.000 Meeresthiere aus allen Juraablagerungen beschrieben sein, eine Zahl, die geradezu als winzig klein bezeichnet werden muss.

In ähnlicher Weise wie für den Jura lässt es sich auch für die späteren Formationen, für Kreide und Tertiär zeigen, dass die Reichhaltigkeit der Fauna immer ungefähr dieselbe war; es mögen Schwankungen vorgekommen sein, doch ist kein Grund für die Annahme vorhanden, dass dieselben sehr beträchtlich gewesen seien. Weit schwieriger ist es, für die älteren Formationen sich ein Urtheil zu bilden; unsere Kenntniss der klimatischen Verschiedenheiten in vorjurassischer Zeit ist noch sehr ungenügend, wenn auch deren Vorhandensein sehr wahrscheinlich ist und wir wenigstens für die Kohlenformation sehr bestimmte Anzeichen in dieser Richtung haben; ebenso wissen wir ausserordentlich wenig über die Grösse der geographischen Verbreitungsbezirke der einzelnen Formen, oder richtiger gesagt, die Angaben in dieser Beziehung sind ausserordentlich widersprechend. Während nach den vorliegenden Daten in der Silurzeit die räumliche Ausdehnung der Gebiete, welche von ziemlich gleichbleibender Fauna bewohnt wurden, nach den vorliegenden Arbeiten verhältnissmässig klein gewesen zu sein scheinen, wird im Gegentheile angegeben, dass die Thierreste des Kohlenkalkes selbst in den entferntesten Gegenden gleich oder ausserordentlich ähnlich seien. Es ist fraglich, ob solche Gegensätze wirklich vorkommen, oder ob sich nicht diese Widersprüche sehr einfach dadurch erklären, dass unter dem Einflusse der Werke von Barrande die Bearbeiter der Silurfaunen eine sehr viel engere Fassung der Thierarten angenommen haben, als sie bei den übrigen paläozoischen Faunen üblich ist. Jedenfalls sind wir aber unter diesen Umständen nicht berechtigt, über die Reichhaltigkeit der Meeresfaunen aus vorjurassischer Zeit ein bestimmtes Urtheil zu fällen; nur so viel ist sicher, dass wir auch aus diesen alten Perioden nur einen verschwindend kleinen Theil der Gesammtbevölkerung kennen.

Finden wir, dass in dieser Richtung unser Wissen ein sehr beschränktes ist, so drängt sich sofort die weitere Frage auf, ob dasselbe nicht noch nach einer anderen Seite hin ein äusserst unvollkommenes ist; seit ungeheuer langen Zeiträumen, für deren Grösse wir weder Maassstab noch Fassungsvermögen mehr haben, sind auf der Erde in stetem Wechsel immer neue Geschöpfe, neue Thier- und Pflanzengesellschaften aufeinander gefolgt. Die versteinerungsführenden Ablagerungen liefern uns die Reste einer bedeutenden Zahl solcher einzelner Entwicklungsstufen der Lebewelt; aber ist diese Reihenfolge eine auch nur annähernd vollständige? Liegt nicht die Vermuthung nahe, dass,

wie wir von jeder einzelnen Fauna nur einen verhältnissmässig kleinen Theil kennen, so auch aus der zeitlichen Aufeinanderfolge derselben uns zahlreiche Glieder fehlen? Bestehen nicht in der Ueberlieferung, welche in dem steinernen Archiv der fossilführenden Schichten aufbewahrt ist, grosse Lücken, aus welchen uns keine Reste erhalten sind?

Auch in dieser Richtung sind die Ansichten sehr getheilt, und während Einige annehmen, dass die bekannten Ablagerungen ohne bedeutende Unterbrechung uns aus allen Zeitabschnitten Reste liefern, sind Andere der Meinung, dass genau das Gegentheil der Fall sei; so vergleicht Lyell die geologischen Urkunden mit einer geschriebenen Geschichte der Erde, unvollständig geführt und in wechselnden Dialekten abgefasst, von der nur der letzte, blos auf zwei oder drei Länder sich beziehende Band auf uns gekommen ist; doch auch von diesem Bande soll nur hie und da ein kurzes Capitel und nur da und dort von jeder Seite einige Zeilen übrig sein. Dieser Satz, den Lyell selbst in die späteren Auflagen seiner Principles of Geology nicht mehr aufgenommen hat, ist auch von Darwin angeführt worden und hat, von zwei so bedeutenden Autoritäten gestützt, die allgemeinste Verbreitung gefunden; die darin ausgesprochene Ansicht wurde von Anderen noch in übertriebener Weise ausgedehnt, und so ist die Lückenhaftigkeit der geologischen Ueberlieferung stellenweise bei Geologen und Paläontologen, weit mehr aber bei solchen, die der Beurtheilung solcher Fragen durchaus ferne stehen, zu einem der beliebtesten und meist missbrauchten Schlagworte geworden, das namentlich da bis zum Ueberdrusse gebraucht wird, wo irgend eine Hypothese auf paläontologischem Gebiete keine hinreichende Stütze findet oder Schwierigkeiten begegnet. Dabei vergisst man, dass der Ausspruch von Lyell aus einer Zeit stammt, in welcher die geologischen Methoden noch sehr wenig entwickelt waren und eine richtige Beurtheilung noch nicht gestatteten, und so schleppen sich diese Meinungen von Jahr zu Jahr und von Buch zu Buch weiter, ohne dass man sich die Mühe nähme, deren Werth zu prüfen. Es ist eine Aufgabe von grösster Wichtigkeit für die ganze Beurtheilung der geologischen und paläontologischen Ueberlieferung, sich über diesen Gegenstand ein bestimmtes Urtheil zu bilden, und wir müssen daher versuchen, den Gegenstand einer Kritik zu unterziehen.

Die Paläontologen haben sich neuerdings vielfach bemüht, durch Vergleich der zunächst miteinander verwandten Formen aus verschiedenen, der Zeit nach aufeinanderfolgenden Ablagerungen allmälige Abänderungen der Organismen nachzuweisen; in der That ist es in einer beträchtlichen Anzahl von Fällen gelungen, Reihen aufzustellen, deren einzelne zeitlich nacheinander auftretende Glieder nur überaus wenig voneinander abweichen und von denen man mit Sicherheit behaupten kann, dass sie durch schrittweise Umgestaltung auseinander hervorgegangen seien. Die Möglichkeit, eine solche »Formenreihe« zu verfolgen, ist natürlich nur da vorhanden, wo in der Schichtfolge keine wesent-

liche, d. h. keine so bedeutende Lücke vorhanden ist, dass die ihr entsprechende Zeitdauer genügen würde, um eine merkliche Veränderung der betreffenden Geschöpfe hervorzurufen. Wir erhalten also auf diesem Wege ein Mittel zur Erkennung von Lücken in der geologischen Reihenfolge, und wir werden annehmen dürfen, dass ein Schichtsystem, durch welches wir einzelne Formenreihen zusammenhängend verfolgen können, keine Unterbrechungen aufzuweisen hat, die für die paläontologische Entwicklung von irgendwelcher Bedeutung wäre.[1])

Allerdings gilt dies nicht ohne wesentliche Einschränkung; die Vorkommnisse des festen Landes und des süssen Wassers sind uns in der grossen Mehrzahl der Formationen so ganz ungenügend bekannt, dass sie hier kaum in Betracht kommen können, und es handelt sich also nur um Meeresablagerungen. Aber auch wenn man diese betrachtet, darf man nicht etwa von einer Oertlichkeit oder einem beschränkten Bezirke ausgehen, wenn man zu einem Ergebnisse gelangen soll; in einem engen Gebiete folgt vielleicht über einer Sandbildung mit vielen Muscheln eine Korallenablagerung oder ein anderer Absatz, der unter ganz abweichenden äusseren Bedingungen gebildet ist und in Folge dessen eine durchaus andere Bevölkerung enthält; hier wird ein Vergleich natürlich zu keinem Ergebnisse führen. In anderen Fällen liegen in einer Gegend Schichten unmittelbar und gleichmässig übereinander, zwischen deren Absatz ein ungeheuer langer Zeitraum verflossen ist, der mehrere Formationen umfassen kann, während Ablagerungen, die dieser Lücke entsprechen, sich in anderen Gegenden finden. Oder es tritt in einem Gebiete plötzlich eine Formengruppe auf, welche in früheren Schichten nicht vertreten war; sie ist eingewandert, und wir werden die Vorfahren vielleicht in einer weit entlegenen Gegend zu suchen haben. Wir müssen also bei einer Untersuchung über die Möglichkeit, Formenreihen aufzustellen, und über die Vollständigkeit oder Lückenhaftigkeit der geologischen Reihenfolge die Gesammtheit der Ablagerungen ins Auge fassen, die von irgend einem Punkte des Erdballes bekannt sind.

Eine eingehende Besprechung all' dieser Verhältnisse würde hier zu weit von dem nächsten Gegenstande ablenken; hier mag es genügen, in wenigen Sätzen die hauptsächlichsten Ergebnisse mitzutheilen. Von der Jetztzeit zurück bis zum Beginne der tertiären Formation haben wir mit einer ziemlich ununterbrochenen Reihenfolge zu thun; dagegen liegt eine bedeutende Lücke unserer Kenntnisse auf der Grenze zwischen Tertiär und Kreide; hier schalten sich in vielen Gegenden zwischen die marine Entwicklung Süsswasserbildungen ein, oder es treten versteinerungsleere Gebilde auf, während wieder andere Gebiete eine ausgesprochene Ungleichmässigkeit der Lagerung an dieser Stelle erkennen lassen; hier brechen, so weit unsere Kenntnisse heute reichen, fast alle Formen-

[1]) Vergl. Jahrbuch der geolog. Reichsanstalt, 1878, S. 38.

reihen ab. Wohl scheint es, dass in Belgien, in der libyschen Wüste, in Ostindien und Nordamerika Meeresbildungen auftreten, welche diese Lücke ausfüllen, aber die Thierreste derselben sind noch nicht genau beschrieben, und hier erleidet unsere Kenntniss eine erste bedeutende Unterbrechung. Kreide- und Juraformation bilden dann wieder eine zusammenhängende Reihe, aber auf der Grenze zwischen Jura und Trias ist der Faden wieder abgerissen; in allen bisher untersuchten Gegenden treten nahe der oberen Grenze der Trias mächtige versteinerungsarme Bildungen auf, bald Sandsteine und rothe Mergel, wie in Mitteleuropa, bald gewaltige Dolomitmassen, wie in den alpinen Gegenden, und erst unter denselben finden wir wieder in der Trias eine Anzahl versteinerungsreicher Horizonte, die in innigem Zusammenhange miteinander stehen.

Weitaus die bedeutendste Lücke begegnet uns, wie schon erwähnt, auf der Grenze zwischen mesozoischen und paläozoischen Bildungen; es ist ein grosser Contrast zwischen den Meeresthieren, welcher sich hier zu erkennen gibt, ganze Ordnungen erlöschen und werden durch andere, neu auftretende ersetzt und lassen uns das Fehlen zahlreicher Bindeglieder vermuthen. In der That sehen wir auch, dass die unteren Theile der Triasformation, wo immer sie noch genauer untersucht worden sind, aus mächtigen versteinerungsarmen Sandsteinbildungen bestehen; in den obersten Gliedern der paläozoischen Schichtfolge begegnet uns zwar in den jüngeren Abtheilungen der permischen Formation eine Meeresfauna, allein sie ist äusserst ärmlich und dürftig, und die tieferen permischen Ablagerungen haben bis jetzt noch keine Meeresthiere geliefert. Allerdings hat die neueste Zeit auch hier einige Vorkommnisse kennen gelehrt, die sich vermittelnd einschieben, aus den Alpen, aus Sicilien, Armenien und Indien liegen solche Bindeglieder vor, allein dieselben reichen doch noch nicht aus, um die ganze Kluft zu überbrücken.[1])

Weit unbestimmter werden die Anhaltspunkte für die älteren paläozoischen Formationen, bei deren Untersuchung man noch wenig Rücksicht auf die Feststellung von Formenreihen genommen hat; in der Kohlenformation, im Devon und Silur kann man keine sehr bedeutende Lücke mit Sicherheit nachweisen, wenn auch das Vorhandensein einer oder der anderen durchaus nicht ganz ausgeschlossen ist. Dagegen scheint es, dass auf der Grenze zwischen cambrischen und silurischen und zwischen den einzelnen cambrischen Ablagerungen erhebliche Unterbrechungen vorhanden sind.

---

[1]) Stache, Beiträge zur Fauna der Bellerophonkalke Südtirols. Jahrbuch der geolog. Reichsanstalt, 1877, Bd. XXVII, S. 271; 1878, Bd. XXVIII, S. 92. — Abich, Eine Bergkalkfauna aus der Araxesenge bei Djulfa in Armenien. Geologische Forschungen in den kaukasischen Ländern, Bd. I, Wien 1878. — Waagen, Salt-Range Fossils. I. Productus Limestone. Palaeontologia Indica, Ser. XIII. — G. G. Gemellaro, La Fauna dei Calcari con Fusulina della valle del Fiume Sosio, Palermo 1887.

Wir sehen also eine Anzahl bedeutender Lücken in der geologischen Aufeinanderfolge der Thiere; die Annahme einer nahezu vollständigen Ueberlieferung ist entschieden unrichtig. Aber ebensowenig ist die Meinung begründet, welche eine ganz ausserordentliche Lückenhaftigkeit für wahrscheinlich hält, in solchem Maassstabe, dass uns nur ganz vereinzelte Reste erhalten wären, welche nur Zeiträume darstellen, sehr viel kürzer als die dazwischen liegenden Unterbrechungen. Von Wichtigkeit ist ferner auch das Ergebniss, dass in allen nachgewiesenen Fällen, in welchen die Entwicklung der Thierwelt unterbrochen ist und beträchtliche Gegensätze zwischen zwei aufeinanderfolgenden Faunen zum Vorschein kommen, stets mächtige Massen versteinerungsleerer Schichten oder der Dazwischentritt von Süsswasserbildungen in handgreiflicher Weise auf eine Lücke in der Ueberlieferung hinweisen.

Ueberblicken wir nochmals die Ergebnisse, zu denen wir in Beziehung auf Werth und Bedeutung der versteinerten Reste gelangt sind, so finden wir, dass grosse Abtheilungen der Thierwelt sich nicht oder nur in dürftigster Weise erhalten konnten, dass von den übrigen immer nur die Harttheile vorhanden, die Weichtheile dagegen zerstört sind; dass ferner in sehr vielen Fällen die Individuen zerrissen und zertrümmert auf uns kommen, so dass eine Deutung überhaupt nur im innigsten Anschlusse und in strengster Abhängigkeit von den Ergebnissen der Zoologie möglich ist. Wir haben ferner gesehen, dass selbst von den Meeresbewohnern nur ein sehr kleiner Bruchtheil zu unserer Kenntniss gelangt ist, und dass bezüglich der Land- und Süsswasserthiere die Verhältnisse noch ungleich ungünstiger liegen, endlich, dass auch in der zeitlichen Aufeinanderfolge einzelne Lücken vorhanden sind.

Die Abstammungslehre.

Es ist eine schwierige Aufgabe, die der Paläontologie erwächst, nach solchen Anhaltspunkten die Geschichte der Thierwelt zu entziffern, und um so mehr müssen die Schwierigkeiten erwogen werden, je wichtiger und bedeutungsvoller die Schlüsse sind, welche aus den Thatsachen abgeleitet werden sollen. Besonderen Einfluss auf die Gestaltung der biologischen Wissenschaften hat die Paläontologie erlangt, seitdem durch Darwin's Werk über die Entstehung der Arten die Frage in den Vordergrund getreten ist, ob die verschiedenen Thier- und Pflanzenformen durch allmälige Umgestaltung auseinander hervorgegangen sind, welche Kräfte diese Veränderungen bewirken und nach welchen Gesetzen sie vor sich gehen. So lange fast unbestritten der Glaube an die Beständigkeit und Unveränderlichkeit der Arten herrschte, so lange an einen genetischen und ursächlichen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Geschöpfen aufeinanderfolgender Zeiträume kaum gedacht wurde, konnte auch

die Bedeutung der Paläontologie keine so ausserordentliche sein als heute, da ihr zum nicht geringen Theile die Entscheidung über das wichtigste Problem zufällt, welches die Naturgeschichte beschäftigt.

Die Abstammungslehre (Descendenzlehre) in ihrer jetzigen Form verdanken wir Darwin; allein der Gedanke einer Abstammung der verschiedenen Arten voneinander ist durchaus nicht neu, abgesehen von einigen Andeutungen bei Schriftstellern des Alterthums finden wir solche Ansichten zuerst bei Leibnitz, später bei Buffon ausgesprochen, in grösserer Ausführlichkeit aber wurden dieselben namentlich in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts von Lamarck und E. Geoffroy-St. Hilaire begründet. Der erstere suchte namentlich in den Lebensgewohnheiten der Thiere, in dem Gebrauche oder Nichtgebrauche der Körpertheile die Ursache der Veränderungen, während Geoffroy eine solche Wirkung vor Allem dem unmittelbaren Einflusse der äusseren Lebensbedingungen und der Umgebung, dem »monde ambiant«, zuschrieb. Aehnliche Auffassungen, wenn auch minder klar, treten bei den deutschen Naturphilosophen, vor Allen bei Oken, auf, und auch Goethe wird in der Regel unter den Anhängern derselben genannt. Immerhin aber blieb die thatsächliche Begründung, welche man diesen Vermuthungen zu geben vermochte, durchaus unzureichend, diese entsprachen dem damaligen Stande der Wissenschaft nicht, und sie blieben in Folge dessen ohne nachhaltigen Einfluss. Bis zur Zeit von Linné hatte der Mangel einer geregelten Bezeichnungsweise für die einzelnen Thier- und Pflanzenarten und das Fehlen eines allgemein angenommenen genügenden Systems in der Naturgeschichte der Forschung grosse Schwierigkeiten bereitet; Linné beseitigte diese Hindernisse, und sofort wandten sich Zoologie und Botanik fast ausschliesslich der äusserlichen Beschreibung der Arten und Gattungen zu; man wühlte mit Behagen in dem unermesslichen Reichthume der organischen Formen und beschäftigte sich naturgemäss rein analytisch mit der Sonderung und Scheidung der zahllosen Gestalten. Zoologie und Botanik waren noch halb in diesem Stadium befangen und eben im Begriffe, sich aus demselben loszuarbeiten und statt der analytisch sondernden eine synthetisch vergleichende Richtung einzuschlagen, als die ersten Versuche von Lamarck und Geoffroy-St. Hilaire hervortraten, und es ist klar, dass dieser Boden noch kein günstiger für ihre Anschauungen war. Aehnlich verhielt es sich auf geologischem Gebiete; man war eben erst dahin gekommen, in der Reihenfolge der übereinander lagernden Schichten die Reste einer Anzahl grosser aufeinanderfolgender Perioden zu erkennen, deren jede durch ihre eigenthümliche Thier- und Pflanzenwelt ausgezeichnet war, auch hier begann man erst mit der Unterscheidung, man war aber noch nicht so weit gelangt, an eine ununterbrochen zusammenhängende Entwicklung zu denken.

Eine der damaligen Erkenntnissstufe entsprechende Zusammenfassung war die Katastrophentheorie von Cuvier. Diese Anschauung bildete den natur-

gemässen Abschluss jenes Abschnittes, den man als die Periode der Systematiker zu bezeichnen pflegt, und es ist gewiss eine merkwürdige Erscheinung, dass derselbe Mann, welcher in dieser Weise die Auffassungen einer zu Ende gehenden Entwicklungsstufe der Forschung in schärfster Weise zum Ausdruck brachte, gleichzeitig in anderer Beziehung der grosse Bahnbrecher der neuen Richtung war, der durch die Begründung der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie den Weg zu jenen Fortschritten wies, welchen eine neue Anschauung entkeimen sollte.

Die vergleichende Methode in Zoologie und Botanik, die Erforschung der Entwicklungsgeschichte und Anatomie zeigten die gemeinsamen Eigenthümlichkeiten der verschiedenen Organismen; nicht nur bei nahe miteinander verwandten, sondern auch bei stark verschiedenen Formen fand sich eine solche Uebereinstimmung in einer Reihe der wichtigsten Eigenthümlichkeiten, im Aufbaue des Körpers aus seinen Geweben, in der Bildung dieser, in einer Reihe anderer Punkte, die eine Erklärung forderten. Auf einem anderen Gebiete hatten die Forschungen von Hoff und Lyell, von Bronn und Deshayes gezeigt, dass die geologische Geschichte der Erde nicht in eine Reihe scharf voneinander geschiedener Abschnitte zerfällt, dass vernichtende Umwälzungen, welche alles organische Leben austilgten, nie vorgekommen sind; statt solcher abenteuerlicher Ansichten bürgerte sich die Ueberzeugung ein, dass von Anfang an die Aufeinanderfolge thierischen und pflanzlichen Lebens eine regelmässige und ununterbrochene war.

Es ist schon oft hervorgehoben worden, dass damit der Lehre von der Unveränderlichkeit der Arten der Boden entzogen war, und dass die Abstammungslehre eine nothwendige Folge der Hoff-Lyell'schen Lehre auf geologischem Gebiete sei. In der That, da nicht mit einem Schlage neue Schöpfungen die alten untergegangenen ersetzen, sondern ganz allmälig die eine oder andere neue Form in den versteinerungsführenden Ablagerungen auftritt, während andere dafür erlöschen, so muss man annehmen, dass die Erneuerung entweder durch allmälige Umformung der vorhandenen Lebewesen oder durch einen anderen, und zwar uns unverständlichen Vorgang erfolgt; und wenn dieser sich unzählige Male seit den ältesten Zeiten wiederholt hat, so müsste man auch die Möglichkeit zugeben, dass sich täglich ein solches Ereigniss unter unseren Augen zutrage, dass z. B. aus einem Apfelkerne sich ein Birnbaum entwickle, eine Hirschkuh ein Rehkalb zur Welt bringe (Umprägung), dass aus nichts oder aus unorganischen Stoffen vor unseren Augen ein Thier oder eine Pflanze, eine Palme, ein Elephant entstehe (Novation), oder eine Amöbe sich zu einem Rhinoceros entwickle (Genealogie der Urzellen).

Die Gestaltung, welche Zoologie, Botanik, Paläontologie und Geologie annahmen, die Ergebnisse, zu welchen sie führten, brachten mit Nothwendigkeit die Gedanken einer Verknüpfung verschiedener Formen durch gemeinsame

Abstammung mit sich, und in den Schriften zahlreicher Forscher finden wir gelegentlich Andeutungen, dass wenigstens nahe miteinander verwandte Formen auf diesem Wege verbunden seien. Dagegen tritt längere Zeit hindurch kein ernster Versuch auf, diesen Gegenstand eingehend zu behandeln, wenigstens kein Versuch, der den Ansichten von Lamarck und Geoffroy-St. Hilaire gegenüber neue und originelle Ideen vorgebracht hätte. Erst im Jahre 1858 haben zwei bedeutende Naturforscher, Charles Darwin und Alfred Wallace, das alte Problem wieder aufgenommen, indem sie in der Anpassung und natürlichen Zuchtwahl im Kampfe ums Dasein die hauptsächlichsten Ursachen für die Veränderung suchten.

Die beiden Forscher haben ihre Ansichten gleichzeitig ausgesprochen, und sie theilen sich daher in den Ruhm der Urheberschaft; doch wird Darwin in der Regel als der hauptsächlichste Begründer der oft nach ihm genannten Theorie bezeichnet, und zwar mit Recht, da er seit vielen Jahren mit der Verfolgung seiner Ideen beschäftigt war und den Gegenstand in weit umfassenderer und tieferer Weise behandelt hat. Darwin's »Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe ums Dasein« bildet die Grundlage für die heutige Auffassung der Abstammungslehre, und wie im Sturme hat dieses Werk die Mehrzahl der Naturforscher für seine Ansichten gewonnen, es hat einen fast beispiellosen Umschwung der Ansichten hervorgerufen. Der Grund für diesen gewaltigen Erfolg liegt neben der tiefdurchdachten Behandlung des Gegenstandes und dem grossartigen Beobachtungsmaterial vor Allem darin, dass hier das rechte Wort zur rechten Zeit gesprochen wurde, dass die Theorie in einer Periode auftrat, in der die ganze Entwicklung der naturgeschichtlichen Forschung nach einer Erklärung drängte, nach einer Möglichkeit, die allmälig zu erdrückender Masse angewachsene Fülle der Thatsachen einheitlichen Gesichtspunkten unterzuordnen. Das grosse Verdienst Darwin's liegt nicht nur in der Neubelebung der Abstammungslehre und in ihrer tiefen und vernunftgemässen Begründung, sondern wohl noch mehr darin, dass er überhaupt die Frage stellte, deren Beantwortung und Erwägung so unendlich fruchtbar wirkte und noch wirkt, und dass er erst die inductive, d. h. überhaupt die naturwissenschaftliche Behandlung der grossen Frage ermöglichte, welche die Biologie in unserem Zeitalter vor allen anderen beschäftigt; darin liegt der Grund, dass selbst die Gegner der Anschauungen Darwin's das aussergewöhnliche Verdienst anerkennen, welches dieser sich um die Wissenschaft erworben hat.

Es wäre ein grosser Irrthum, zu glauben, dass die Abstammungslehre in der Form, die ihr Darwin im Jahre 1858 gegeben, oder in derjenigen, welche sie heute angenommen hat, etwas Vollendetes, in sich Abgeschlossenes sei; wir stehen vor einem ersten, allerdings sehr glücklichen Versuche, aber wir sind von einer Lösung der vorliegenden Fragen noch sehr weit entfernt, und es wird

der ausdauernden Arbeit vieler Jahrzehnte bedürfen, ehe man sich wird rühmen können, einen erheblichen Schritt weiter gethan zu haben.

Die Veränderlichkeit der Arten.

Die Aufgabe, welche vorliegt, besteht darin, nachzuweisen, dass die Gesammtheit der Thiere und Pflanzen sich aus einer oder einigen wenigen Grundformen durch allmälige Umgestaltung entwickelt hat, und die Ursachen aufzusuchen, welche diesen Vorgang bewirkt haben. Es sind das zwei voneinander verschiedene Fragen, die sich zwar an einer Menge von Punkten berühren, aber doch nicht miteinander verwechselt werden dürfen, wie das allerdings oft genug geschieht. In erster Linie ist es also der thatsächliche Nachweis der Veränderung, der zu liefern ist, einer Veränderung, so riesenhaft, dass ihr Betrag den ganzen Bereich organischer Formverschiedenheit umfasst. Allerdings ist es nicht möglich, unmittelbar alle Uebergänge etwa von einem einzelligen Organismus bis zu einem hochentwickelten Säugethiere nachzuweisen; die Frage, um welche es sich vor Allem handelt, ist diejenige nach der Beständigkeit oder Veränderlichkeit der organischen Art, der »Species«. Stellt der Artbegriff ein unbedingt festes oder nur innerhalb enger Grenzen schwankendes Formgebiet dar, so ist die ganze Abstammungslehre ein haltloses Hirngespinnst; gelingt es, das Gegentheil nachzuweisen und zu zeigen, dass von einer Unveränderlichkeit der Species im Verlaufe langer geologischer Zeiträume nicht die Rede sein könne, so lässt sich gegen jene Theorie kaum mehr ein sehr wesentlicher Einwand erheben, selbst wenn man sie bis in ihre letzten Consequenzen ausdehnt. Der grosse Kampf zwischen Anhängern und Gegnern der Darwin'schen Lehre dreht sich daher vor Allem um die Artfrage, und »die Entstehung der Arten« hat darum auch Darwin mit vollem Rechte sein epochemachendes Werk betitelt, wie auf der anderen Seite Cuvier von seinem Standpunkte aus sagen konnte: »Die Constanz der Species ist die nothwendige Vorbedingung für die Existenz einer wissenschaftlichen Naturgeschichte.«

Die Art oder Species bildet bekanntlich die wissenschaftliche Einheit des zoologischen und botanischen Systems; Reh, Edelhirsch, Pferd, Esel, der afrikanische Elephant, der indische Elephant, Hausratte, Wanderratte, Hirschkäfer, Weinbergschnecke, Fichte, gemeiner Löwenzahn u. s. w. stellen solche Arten dar; mehrere von ihnen, die nahe miteinander verwandt sind, werden zu einer »Gattung«, »Genus«, zusammengefasst, z. B. der afrikanische und indische Elephant, oder Esel, Pferd, Wildesel, Zebra, Quagga u. s. w., Abtheilungen noch höheren Ranges bilden dann die Familien (z. B. Wiederkäuer), Ordnungen (z. B. Hufthiere), Classen (z. B. Säugethiere), endlich Typen (z. B. Wirbelthiere); innerhalb der Arten unterscheidet man dann noch kleinere Unterschiede als Varietäten oder Rassen.

Die Gegner der Abstammungslehre stützen sich vor Allem darauf, dass durch die gesammte Beobachtung auf botanischem und zoologischem Gebiete die Beständigkeit der Art bewiesen werde; nach ihnen kommen zwar untergeordnete Schwankungen, die Varietäten, vor, welche jedoch nie einen solchen Betrag erreichen oder sich so sehr befestigen, dass durch Anhäufung derselben eine neue Species entstehen kann; sie berufen sich darauf, dass noch kein Fall nachgewiesen ist, in welchem unter unseren Augen eine solche sich gebildet hat, und dass auch, so weit wir über die Vorgänge in der geschichtlichen Zeit ein Urtheil haben, die Arten sich gleich geblieben sind. Wir müssen uns also vor Allem davon überzeugen, inwieweit es richtig ist, dass die Beständigkeit der Art eine durch Beobachtung festgestellte Thatsache ist.[1])

Das Bedürfniss einer Unterscheidung von Arten stellt sich unbedingt sofort bei jedem Versuche ein, überhaupt mit der Thier- und Pflanzenwelt bekannt zu werden; der Laie, welcher auf einer Wiese verschiedene Blumen, Kräuter und Gräser sieht und diese etwas näher betrachtet, unterscheidet verschiedene Sorten von Gewächsen, deren jede durch eine Anzahl von untereinander übereinstimmenden Stücken vertreten ist, und es wird kaum ein Volk von so niedriger Geistesentwicklung und Beobachtungsgabe existiren, dass es nicht eine Anzahl solcher Typen kennte und mit Namen unterschiede. Aus dieser selbst einer ganz naiven Anschauung sich aufdrängenden Unterscheidung verschiedener sich gleich bleibender Typen hat sich der Begriff der naturgeschichtlichen Art oder Species allmälig entwickelt, in einer so allmäligen Weise, dass es nicht möglich ist, einen Forscher zu nennen, der diesen Begriff in die Wissenschaft eingeführt hat, wenn auch für die Feststellung desselben wenigstens in praktischer Hinsicht Ray und Linné das grösste Verdienst haben.

Wenn aber auch die Unterscheidung von Arten überhaupt aus der volksthümlichen Anschauung in die Wissenschaft überging, so ist es doch selbstverständlich, dass die Auffassung der einzelnen Arten nun eine wesentlich andere werden musste; manche recht auffallende Kennzeichen, z. B. die Färbung der Blüthen bei gewissen Pflanzen, erwiesen sich als sehr unbeständig und werthlos für die Unterscheidung, während wenig auffallende Merkmale sich als sehr wichtig erwiesen; man lernte Formengruppen kennen, bei denen die Trennung und Festhaltung von Arten auf grosse Schwierigkeiten stiess, und so musste man nach einer scharfen Begriffsbestimmung und nach festen Regeln für die Abgrenzung der Arten suchen.

Linné, dessen Einfluss für diesen Theil der Naturgeschichte, für die Systematik, maassgebend geworden ist, folgte bei der Aufstellung der Arten seinem ausserordentlich hoch entwickelten Formensinne und naturhistorischen

[1]) Vergl. z. B. Wigand, Der Darwinismus und die Naturforschung Newton's und Cuvier's, Bd. I, Cap. 1.

Takte, der ihn in der Regel das Richtige finden liess, ohne dass er jedoch eine brauchbare Erläuterung gegeben hätte: nachdem er einmal vorübergehend der Ansicht gewesen war, dass es vielleicht ursprünglich von jeder Gattung nur eine Art gegeben habe, und dass die Menge der anderen Formen erst später vornehmlich durch Bastardbildung entstanden sei, bestimmte er später den Speciesbegriff durch die Formel: »Wir zählen so viele Species, als das höchste Wesen im Anbeginn erschaffen hat.« Damit war in rein dogmatischer Weise und im Gegensatze zu der früheren Vermuthung ausgesprochen, dass jede einzelne Art durch einen wissenschaftlicher Forschung entrückten, unbegreiflichen Vorgang in die Welt gesetzt worden sei, und dass eine Veränderung der Art nicht stattfinde.

Erst später wurde der Versuch gemacht, für die Species, wie sie sich in der Praxis gestaltet hatte, eine schärfere Begriffsbestimmung zu geben; vor Allem war es Cuvier, welcher aussprach, dass »zu einer Art alle Individuen gehören, welche nachweisbar von gemeinsamen Stammältern abstammen oder denselben so ähnlich sind als diese unter sich«. Hier ist allerdings kein übernatürlicher Vorgang für den Ursprung und die Kennzeichnung der Art angeführt, aber das Hauptmerkmal, die Abstammung von gemeinsamen Voreltern, ist ein solches, welches im einzelnen Falle fast nie streng verfolgt und nachgewiesen werden kann; es bleibt also nur ein hoher Grad von Aehnlichkeit für die Beurtheilung der Zusammengehörigkeit zu einer Art.

Da nun auch diese Anhaltspunkte unzureichend sind, so nahm man eine Anzahl anderer Kennzeichen zu Hilfe; zunächst sollten in eine Species alle Individuen gehören, welche in allen wesentlichen Merkmalen miteinander übereinstimmen. Diese Regel klingt sehr präcis, allein in Wirklichkeit ist sie nahezu werthlos, da Niemand zu sagen im Stande ist, was denn ein wesentliches Merkmal ist, und die Entscheidung darüber eine rein willkürliche bleibt. Eine Prüfung der Kennzeichen, durch welche die einzelnen Arten unterschieden werden, ergibt, dass dieselben sehr häufig ausserordentlich geringfügiger Natur sind, und als entscheidend gilt ein solches, wenn es beständig ist, wenn es bei einer Formengruppe stets vorhanden ist, bei der davon zu unterscheidenden stets fehlt, mag es nun in physiologischer wie in morphologischer Beziehung noch so unbedeutend und unwesentlich sein.

Von viel grösserer Bedeutung sind die Ergebnisse, welche die Beobachtung der Fortpflanzungserscheinungen liefert; es ist eine bekannte Thatsache, dass aus der Kreuzung zweier sehr nahe miteinander verwandter, aber doch etwas voneinander verschiedener Formen, die man als Varietäten einer und derselben Art betrachten kann, meist Nachkommen hervorgehen, die nicht nur im Allgemeinen durch kräftige, üppige Entwicklung, sondern auch im Besonderen durch gesteigerte Fruchtbarkeit ausgezeichnet sind. Ebenso liegen Beobachtungen vor, dass stärker voneinander verschiedene Typen, die man als verschie-

dene Species zu behandeln berechtigt ist, bei ihrer Kreuzung, wenn sie überhaupt gelingt und von Erfolg ist, unfruchtbare oder in ihrer Fruchtbarkeit beschränkte Abkömmlinge liefern. Diese Thatsachen wurden in der Weise gedeutet, dass man annahm, Varietäten einer Art seien bei der Kreuzung fruchtbar, verschiedene Arten untereinander gekreuzt mehr oder weniger unfruchtbar; es soll demnach in den Fortpflanzungsverhältnissen ein absoluter Unterschied zwischen Varietät und Species gegeben sein, es wären Kategorien, die nicht nur dem Grade der Abweichung, sondern auch ihrem ganzen Wesen nach voneinander verschieden sind, und es könnte daher durch die Anhäufung der kleinen Varietätsunterschiede im Laufe der Zeit diese Grenze nie überschritten werden, nie eine neue Art auf diesem Wege sich bilden.[1])

Es ist kein Zweifel, dass dies der schwerwiegendste Einwurf ist, der je auf diesem Gebiete gegen die Abstammungslehre erhoben worden ist; dieser Gegenstand hat eine sehr umfangreiche Literatur hervorgerufen, der in ihre Einzelheiten zu folgen hier unmöglich ist, und wir müssen uns darauf beschränken, die allgemeinsten Ergebnisse anzuführen. In erster Linie zeigt es sich, dass die Versuche, aus welchen die geminderte Fruchtbarkeit der Bastarde zwischen verschiedenen Arten gefolgert wird, durchaus nicht ganz beweiskräftig sind; die Mehrzahl derselben ist an Pflanzen angestellt, welche man zu diesem Zwecke künstlich mit dem Pollen einer anderen Art bestäubt. Man pflegt dieselben in Töpfen im Zimmer aufzuziehen und stets vollständig zugedeckt zu halten; in vielen Fällen werden dieselben überdies castrirt, um die Zufuhr von Pollen der eigenen Art zu hindern. Diese Behandlungsweise wirkt natürlich nicht günstig auf das Gedeihen, ferner ist man genöthigt, die Versuche mit einer geringen Zahl von Stücken anzustellen, so dass fortwährende Inzucht unter den Abkömmlingen weniger Individuen stattfindet, was bekanntlich die Fruchtbarkeit sehr beeinträchtigt, so dass in den Fällen, in welchen die Sterilität der Bastarde nur in etwas verminderter Zahl der Samen zum Ausdruck kommt, diese Abnahme sehr gut diesen ungünstigen äusseren Umständen zugeschrieben werden kann.

Trotz aller dieser Schwierigkeiten ist aber eine Anzahl von Fällen sowohl bei Thieren als bei Pflanzen bekannt, in welchen auch sicher verschiedene Arten durch mehrere Generationen hindurch sich ganz fruchtbar fortpflanzen, und eine Reihe dieser Beispiele findet sich in allen Büchern angeführt; so sind Bastarde zwischen Hund und Wolf, zwischen Hund und Schakal bis in die vierte Generation erzielt worden; verschiedene Fasanen- und Gänsearten kreuzen sich ganz fruchtbar, und für mehrere unserer Hausthiere, für Rinder, Schweine, Hunde, ist kaum ein Zweifel möglich, dass sie uns in ihren verschiedenen Rassen das Product der Kreuzung verschiedener Stammarten darstellen;

[1]) Vergl. z. B. Wigand a. a. O.

ebenso sind mehrere Pflanzenarten bekannt, welche sich in derselben Weise verhalten, und es ist z. B. unsere altbekannte Gartenaurikel ein solcher Bastard.[1]) Auf der anderen Seite dagegen werden Fälle von Rassen erwähnt, die sich erst unter den Augen des Menschen gebildet haben und sich trotzdem mit der Stammform nicht mehr fruchtbar kreuzen; allerdings scheinen diese Angaben vorläufig noch nicht so bestimmt erwiesen, dass man besonderen Werth auf dieselben legen könnte, dagegen kennt man allerdings Pflanzenformen, die von den Botanikern nur als Varietäten anerkannt werden, aber trotzdem unproductive Nachkommenschaft untereinander liefern.

Die Folgerungen aus diesen Ergebnissen lassen sich dahin zusammenfassen, dass es sichergestellt ist, dass die Kreuzung zwischen nur wenig voneinander verschiedenen Formen oft eine Steigerung der Fruchtbarkeit mit sich bringt; bei etwas grösseren Abweichungen vermindert sich diese allmälig, bis sie endlich aufhört. Wäre es wirklich richtig, dass die Bastardirungsversuche eine absolute und unüberschreitbare Grenze zwischen Varietät und Art erkennen lassen, so müsste bei allen Formen einer Species gesteigerte oder sich gleichbleibende Fruchtbarkeit vorhanden sein, dann aber, wie die Artgrenze überschritten ist, eine plötzliche Abnahme eintreten. Dies ist in der That nicht der Fall; in erster Linie fällt die Abnahme der Fruchtbarkeit, wie wir gesehen haben, durchaus nicht immer mit der Artgrenze zusammen, und ausserdem ist die Verminderung der Productivität eine ganz schrittweise, so dass es in ihren ersten Stadien ausserordentlich schwer fällt, sie zu entdecken, und die besten und gewiegtesten Beobachter auf diesem Gebiete oft in Zweifel sind, ob in diesem oder jenem Falle eine Abnahme schon nachweisbar sei oder nicht. Es ist also nicht ein scharfer Schnitt zwischen den untereinander fruchtbaren Angehörigen einer Species und den untereinander nicht oder nur wenig fruchtbaren Vertretern verschiedener Species, sondern die Grenze verschwimmt, und gerade darin liegt ein zwingender Beweis dafür, dass Art und Varietät nur dem Grade nach, nicht absolut voneinander verschieden sind, dass zwischen ihnen in der Natur keine Grenze existirt; so liefern eben die Bastardirungsversuche einen wichtigen, wenn auch noch nicht genügend gewürdigten Beleg gegen die Beständigkeit der Species und für die Richtigkeit der Abstammungslehre.

Für die praktischen Bedürfnisse des rein beschreibenden Zoologen und Botanikers für die Aufstellung der Arten ist wenigstens bis jetzt die Bedeutung der Kreuzungsversuche von sehr geringem Belange, da die ausserordentlichen Schwierigkeiten dieser Experimente deren Anwendung bisher nur in sehr wenigen Fällen gestattet hat, und man kann wohl sagen, dass unter den zahllosen Arten, die wir kennen, gewiss nicht der tausendste Theil in genügender Weise

---

[1]) Kerner, Die Geschichte der Aurikel Zeitschrift des Deutschen Alpenvereines, Bd. VI.

auf diese Probe gestellt worden ist. Trotzdem darf die Bedeutung dieser Verhältnisse nicht unterschätzt werden, und man wird dieselben namentlich bei der Entscheidung der Frage, welcher wirkliche Werth der Species unter der Annahme einer allmäligen Veränderung der Organismen zukommt, stets im Auge behalten müssen.

Von weit grösserer praktischer Bedeutung als die bisherigen Merkmale für die Bestimmung dessen, was als zu einer Art gehörig betrachtet werden soll, ist die Regel, dass zu einer Species alle diejenigen Formen vereinigt werden müssen, welche untereinander durch vollständige Uebergänge verbunden sind. Dieser Grundsatz wird in ausgedehntestem Maassstabe in Anwendung gebracht, und in einer sehr grossen Anzahl von Fällen hat derselbe zur Entscheidung geführt, ob zwei Formen specifisch getrennt werden sollen oder nicht; trotzdem aber sind die Materialien, um dieses Mittel anwenden zu können, doch in der Regel nicht leicht zu beschaffen, und so kommt es, dass die Zahl der Arten, bei welchen dieses gelungen ist, zwar an sich eine sehr grosse ist, aber doch sehr viel kleiner als die Menge derjenigen, bei denen dieses nicht der Fall war. Ich glaube, dass kein Systematiker dies bestreiten kann, sondern dass er zugeben wird, dass die grosse Mehrzahl der Arten diese Feuerprobe noch nicht bestanden hat.

Wir haben also gesehen, dass all' diese Mittel zur Beurtheilung dessen, was die Art ist, unzureichend sind; in Wirklichkeit herrscht in dieser Richtung für die grosse Mehrzahl der Fälle reine Willkür, es entscheidet der persönliche Takt, das Gutdünken der einzelnen Forscher, welcher Grad von Aehnlichkeit oder Uebereinstimmung erforderlich ist, um eine Anzahl vorliegender Exemplare zu einer Art vereinigen zu können. Natürlich herrschen darüber bei den verschiedenen Fachmännern die allerverschiedensten Ansichten; so werden die Vögel Deutschlands von einem Kenner in 376, von einem andern in mehr als 900 Arten getheilt; unter den Hieracien (Habichtskräuter) Deutschlands unterscheidet der eine Botaniker 52, ein anderer mehr als 300 Arten. Derartige Meinungsverschiedenheiten führen zu den ausgedehntesten Auseinandersetzungen, meist ohne das geringste Ergebniss, da es eben ganz an gleichartigen Grundsätzen für die Beurtheilung der Frage fehlt. Ja nicht nur verschiedene Richtungen stehen sich gegenüber, sondern eine genaue Betrachtung zeigt sogar, dass in verschiedenen oft nahe miteinander verwandten Abtheilungen sich durch die Gewohnheit ein ganz verschiedener Maassstab für die Prüfung der Artberechtigung eingebürgert hat, so dass ein und derselbe Forscher sich genöthigt sieht, nach verschiedenem Maassstabe zu messen und ganz ungleichwerthige Arten zu machen, je nachdem er sich mit dieser oder mit jener Gruppe von Formen beschäftigt. So wird Jeder, der etwas kritisch die conchyliologischen Arbeiten geprüft hat, finden, dass z. B. eine Species in der Gattung *Conus*, den bekannten Kegelschnecken, wenigstens soweit es sich um tropische und

subtropische Vorkommnisse handelt, einen viel kleineren Formwerth hat als bei fast allen anderen Meeresmollusken, dass man ferner bei Landschnecken auf sehr viel geringere Unterschiede Arten gründet als bei Meeresschnecken u. s. w.

Allerdings liegt in diesen Verhältnissen kein Beweis gegen die Beständigkeit der Arten, wohl aber geht aus denselben hervor, dass die Behauptung von dem empirischen Erfahrungsbeweis für die Unveränderlichkeit der Species unhaltbar ist; die Mehrzahl der letzteren ist willkürlich nach persönlichem Ermessen aufgestellt worden, und die Thatsachen, welche durch die systematischen Forschungen zum Vorschein gebracht worden sind, haben sich als noch bei Weitem nicht ausreichend erwiesen, um eine übereinstimmende Vorstellung über den durchschnittlichen morphologischen Umfang der Species anzubahnen, mit anderen Worten: entweder sind die bisher gesammelten Erfahrungen noch durchaus unzureichend, um ein bestimmtes Urtheil zu gestatten, der behauptete Beweis ist also noch nicht erbracht, oder die gesammelten Thatsachen zwingen durch zahlreiche Widersprüche und Schwierigkeiten zu dem Schlusse, dass das Vorhandensein einer natürlichen Einheit, wie sie die Species darstellen soll, wenigstens nicht für alle Fälle gleichmässig angenommen werden darf.

Dem gegenüber sind die Vertreter der Unveränderlichkeit der Ansicht, dass diese Unvollkommenheiten unseres Wissens zwar in vielen einzelnen Fällen sich geltend machen und eine sichere Entscheidung hindern, dass aber diejenigen Vorkommnisse, welche mit voller Genauigkeit untersucht sind, doch schon über die grossen grundsätzlichen Fragen eine Entscheidung gestatten, und dass die Beständigkeit der Art sich in allen den Fällen bestätigt hat, in welchen wirklich genaue Untersuchungen an grossem Material vorgenommen worden sind. Dass es Formenkreise gibt, zwischen denen in der Jetztwelt keine Uebergänge vorkommen, kann natürlich ohne Bedenken zugegeben werden; allein eine andere Frage ist, ob zwischen den jetzt voneinander verschiedenen Arten nicht in einer früheren Zeit Uebergänge vorhanden waren und ob nicht eine jetzt geschlossene Species sich mit der Zeit in zwei verschiedene spalten könne; und ebensowenig ist damit schon gesagt, dass die durch Uebergänge verbundenen Formengebiete irgend gleichwerthig seien und ein und dieselbe Kategorie darstellen.

In letzterer Beziehung finden wir, dass allerdings die Arten, wie man sie nach den vorhandenen Uebergängen abgrenzen kann, in sehr vielen Fällen wenigstens annähernd gleichwerthig sind; allerdings, wie wir gesehen haben, nicht bis zu dem Grade, dass daraus eine Regel abgeleitet werden könnte, welcher Umfang ihrem Formengebiete ausnahmslos zukomme, wohl aber so weit, dass man mit ziemlicher Bestimmtheit gewisse Grenzen angeben kann, welche die Veränderlichkeit der durch Uebergänge verbundenen Formenkreise für gewöhnlich nicht zu überschreiten pflegt. Während die Mehrzahl der Typen hierin übereinstimmt, finden wir aber daneben eine Minderzahl von Fällen,

welche sich abweichend verhalten und dadurch eine auffallende Sonderstellung einnehmen; so sehen wir, dass z. B. bei gewissen Süsswasserconchylien Formen, die kaum mehr einige Aehnlichkeit miteinander haben, durch vollständige Uebergänge unter sich verbunden sind. Zu den bezeichnendsten Süsswasserschnecken des Mittelmeergebietes gehören die Melanopsiden, die man in eine Menge von Arten gespalten, ja unter denen man drei verschiedene Gattungen, *Melanopsis, Lyrcea* und *Canthidomus,* unterschieden hat; ein genauer Vergleich sehr grosser Materialien durch Brot, den genauesten Kenner dieser Gruppe, hat jedoch ergeben, dass man nach der Menge der vorhandenen Uebergänge unter den gesammten Melanopsiden der Mittelmeerländer [1]) eigentlich nur zwei Species festhalten könne, wobei dieser Forscher anerkennt, dass ein solcher Standpunkt aus Zweckmässigkeitsgründen unhaltbar sei, und dass man trotz aller Mittelformen eine grössere Zahl von Arten unterscheiden müsse.[2])

Unter den Pflanzen gibt es bekanntlich eine Reihe von Gattungen, bei denen in derselben Weise überaus mannigfaltige Formen durch Uebergänge verbunden sind, so dass die grosse Mehrzahl der Systematiker es für nothwendig hält, eine grössere Anzahl von Arten zu unterscheiden; es gehören unter anderen hieher von sehr bekannten Gattungen die Weiden, Veilchen, Rosen, Brombeeren, Habichtskräuter (Hieracien) und viele Disteln. Das Vorhandensein solcher Formenkreise in den verschiedensten Theilen des Thier- und Pflanzenreiches beweist jedenfalls, dass das, was man nach dem Vorhandensein von Uebergängen als Arten bezeichnet, in verschiedenen Fällen überaus ungleichwerthige Grössen darstellt; und wenn darin auch kein entscheidender Beweis gegen die Beständigkeit der Arten liegt, so geht doch andererseits daraus hervor, dass man unter diesen Umständen nicht behaupten kann, dass die beobachteten Thatsachen eine empirische Bestätigung der Unveränderlichkeit liefern. Im Gegentheil stellen diese vielgestaltigen Formencomplexe gerade dasjenige Bild dar, wie es vorausgesetzt werden muss, wenn eine Gruppe im Zustande der Neuentwicklung und Neubildung von Arten sich befindet. Denkt man sich den natürlich möglichen Fall, dass aus einer solchen Formengruppe einige Glieder aus irgend einem Grunde untergehen und aussterben, so wird dieselbe sofort in gut unterscheidbare Arten zerfallen.

Einige der interessantesten Fälle unter diesen grossen Formengruppen liefern gewisse Landschnecken. Die grosse Gattung *Helix*, welcher die gemeine Gartenschnecke, die Weinbergschnecke u. s. w. angehören, enthält über 2000 verschiedene Arten, welche zur Erleichterung der Uebersicht in eine grosse Zahl von Untergattungen abgetheilt werden; eine dieser Untergattungen,

---

[1]) Mit Ausschluss von *Hemisinus*.

[2]) Brot, Monographie der Melaniaceen in Martini-Chemnitz, Conchyliencabinet.

Iberus (Fig. 1), ist namentlich auf Sicilien sehr reich entwickelt, und von sehr verschiedenen Punkten ist eine ziemlich beträchtliche Zahl von Arten beschrieben worden, von denen jede ein bestimmtes, meist ziemlich kleines Gebiet der Insel bewohnt. In neuerer Zeit hat nun Kobelt während eines längeren Aufenthaltes in Sicilien gezeigt,[1]) dass jede dieser Formen zwar ihr bestimmtes Hauptgebiet hat, dass aber zwischen diesem und dem Gebiete des nächsten *Iberus* Zwischenformen auftreten, welche beide miteinander verbinden, so dass alle einen zusammenhängenden Formenkreis bilden, dessen extreme Glieder ausserordentlich bedeutende Verschiedenheit zeigen.



Fig. 1. Extreme Formen der durch Uebergänge verbundenen *Iberus* aus Sicilien, nach W. Kobelt.

Um einen Schritt weiter führen uns die Verhältnisse der sogenannten Achatinellen, einer Familie von Landschnecken, welche in einige Gattungen getheilt ist; die Zahl der Arten wurde auf 400 angegeben, später aber auf 222 vermindert; ihre geographische Verbreitung ist ganz auf die Gruppe der Sandwichinseln im stillen Ocean beschränkt, wo sie unter sehr merkwürdigen Verhältnissen vorkommen, die namentlich von Gulick geschildert worden sind.[2]) Kaum eine Art kommt zweien der Inseln gemeinsam zu, ja selbst einzelne der Gattungen oder Untergattungen sind auf eine einzige Insel beschränkt. Dabei ist die Vertheilung eine überaus ungleichartige; Hawaii, die grösste der Inseln, hat nur sechs Achatinellen, während auf dem sechsmal kleineren Oahu, das nur etwa 15 geographische Meilen lang und 4 Meilen breit ist, die Mehrzahl aller Formen der Gattung auftritt; sie finden sich hier namentlich in den Schluchten der Bergwälder, und zwar so, dass fast jedes dieser kleinen Thäler seine eigenthümliche Art hat. Die in zwei unmittelbar nebeneinander gelegenen Thälern vorkommenden verwandten Typen sind durch vollständige Uebergänge miteinander verbunden, während solche zwischen Formen von etwas weiter auseinander gelegenen Fundorten nicht unmittelbar vorhanden sind, und je weiter die Standorte auseinander gelegen sind, umsomehr werden die Arten voneinander verschieden. Die Arten, welche von verschiedenen Inseln stammen, sind nicht durch Uebergänge miteinander verbunden.

Man kann sich von diesen Verhältnissen kaum in anderer Weise Rechenschaft geben als durch die Annahme, dass diese ausserordentliche Formenmannigfaltigkeit lediglich durch Differenzirung aus wenigen Stammarten sich entwickelt hat. Um so interessanter aber werden diese Thatsachen dadurch,

---

[1]) Excursionen in Süditalien. Jahrbuch der Deutschen malakozoolog. Gesellschaft, 1881, S. 50.

[2]) Nature, 1872, Bd. VI, S. 222.

dass nach den neuesten Berichten die Mehrzahl der Achatinellen von Oahu verschwunden ist; sie sind in den letzten zehn oder zwanzig Jahren ausgestorben, und wenn heute wieder ein Sammler die Insel besucht und genau erforscht, so wird er vermuthlich nur mehr eine geringe Anzahl Arten finden, die nun nicht mehr in so hohem Maasse durch Uebergänge miteinander verbunden sein werden.

Mag dies nun der Fall sein oder nicht, jedenfalls war der oben geschilderte Zustand noch vor kurzer Zeit vorhanden; wir dürfen denselben wohl mit dem Vorkommen einer anderen Gruppe von Landschnecken vergleichen, nämlich mit der überaus artenreichen und sehr weit verbreiteten Gattung *Clausilia*, welche namentlich in den aus Kalkfelsen gebildeten Küstenländern von Südost-Europa in unglaublicher Formenmenge verbreitet ist; eine Untergattung von *Clausilia*, welche den Namen *Albinaria* erhalten hat, ist in ihrem Vorkommen fast ganz auf Griechenland, Albanien, die Inseln des ägäischen Meeres und die angrenzenden Theile Kleinasiens beschränkt, und nur ganz vereinzelte Ausläufer haben sich in Syrien, vielleicht auch in Dalmatien gefunden. Nach Böttger sind bis zum Jahre 1878 95 Arten unterschieden worden, welche insoferne sich mit den Achatinellen vergleichen lassen, als die Unterschiede zwischen denselben ziemlich geringfügiger Natur sind und die meisten sehr kleine geographische Verbreitung besitzen und in ihrem Vorkommen oft auf eine Bergspitze, ein kleines Inselchen beschränkt sind.[1]) Ein Unterschied gegen die sicilianischen *Iberus* und die Achatinellen der Sandwichinseln macht sich dagegen darin geltend, dass zwar in manchen Fällen mehrere Formen durch Mittelglieder miteinander verbunden sind, dass diese aber bei der Mehrzahl fehlen.

Wir haben also drei grosse Formencomplexe von Landschnecken kennen gelernt, die zwar ihrem Umfange nach nicht ganz gleich sind, aber insoferne miteinander übereinstimmen, als jeder eine grosse Anzahl wohl unterscheidbarer, aber nahe miteinander verwandter Typen in sich schliesst; dieselben gruppiren sich aber lediglich nach den topographischen Verhältnissen ihrer Wohnorte in sehr verschiedener Weise. In dem Falle der sicilianischen *Iberus*, die auf einer zusammenhängenden Landmasse wohnen, hätten wir nach dem Grundsatze, dass alle durch Uebergänge verbundenen Typen zu einer Species gehören, nur eine Art; bei den Achatinellen hätten wir alle verschiedenen Formen einer Gruppe, die auf einer Insel leben, in eine Art zusammenzuziehen; bei *Albinaria* hätten wir eine grosse Menge sehr enger, aber nicht ineinander übergehender »guter Species«, entsprechend dem Vorkommen auf zahlreichen kleinen Inselchen. Wir sehen also, dass das Kriterium der Uebergänge für die Artfassung uns dahin führen würde, ganz ähnliche Fälle in der unnatürlichsten

---

[1]) Böttger, Monographie der Clausiliensection *Albinaria*. Novitates Conchologicae, Abth. I, 1878.

Weise nach durchaus verschiedenem Maasse zu messen, und es zeigt das mit voller Klarheit, dass selbst in der heutigen Schöpfung Fälle vorkommen, welche gegen die Annahmen der Vertreter der Artenbeständigkeit sprechen und welche darauf hinweisen, dass zwischen Varietät und Art kein durchgreifender Unterschied ist, dass die Varietäten wirklich als beginnende Arten bezeichnet werden können.

Züchtungsversuche.

Wenn wir uns demnach überzeugt haben, dass die Verhältnisse der jetzt lebenden Pflanzen und Thiere den vermeintlichen Beweis für die Beständigkeit der Art nicht liefern, so ist die nächste Aufgabe, die Thatsachen zu prüfen, welche von den Anhängern der Abstammungslehre für das thatsächliche Stattfinden einer Veränderung beigebracht werden.

In erster Linie werden die an den Hausthieren und Culturpflanzen auftretenden Veränderungen angeführt, welche schon an sich von grosser Bedeutung sind und noch überdies dadurch ausserordentliche Wichtigkeit gewonnen haben, dass es gerade das Studium dieses Gegenstandes war, auf welchen vor Allem Darwin seine Theorie gegründet hat.[1])

Für uns ist zunächst nur der Betrag an Verschiedenheit von Bedeutung, welchen die einzelnen Rassen während ihrer Züchtung durch den Menschen erlangt haben; es genügt wohl, daran zu erinnern, welch' riesige Unterschiede bei unseren Pferden, Schweinen, Rindern, Schafen, bei Kaninchen und Hunden, bei Tauben und Hühnern, bei den verschiedenen Obst-, Gemüse- und Blumensorten vorhanden sind. Kein Zoologe und Botaniker wird in Abrede stellen, dass in vielen Fällen jeder Systematiker die einzelnen Abänderungen nicht nur in verschiedene Species, sondern selbst in verschiedene Gattungen stellen würde, wenn sie ihm ohne Angabe über ihre Herkunft zur Untersuchung vorlägen.

Wohl ist es bei manchen, z. B. bei Rindern, Schweinen und Hunden, fast sicher, dass die jetzt vorhandenen zahmen Rassen aus der Kreuzung mehrerer ursprünglich wilder Arten herrühren; allein Niemand wird behaupten, dass z. B. bei den Hunden einer dieser wilden Ahnen so extreme Formen wie ein Mops, ein Dachshund, ein Bulldog, Windhund oder ein Seidenpintscher gezeigt habe; im Gegentheil kann man mit Sicherheit behaupten, dass gerade die auffallendsten Eigenthümlichkeiten dieser Thiere durch die menschliche Züchtung erworben worden sind, ja manche der am meisten veränderten und veredelten Rassen, z. B. bei den Schweinen, sind so vollständig auf die Pflege des Menschen angewiesen, dass sie im wilden Zustande gar nicht fortbestehen könnten.

---

[1]) Vergl. Darwin, Entstehung der Arten. — Darwin, Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication.

Ueberdies ist bei anderen Formen keine Kreuzung vorgefallen, und wir können dieselben in all' ihren Abänderungen als die Nachkommen einer einzigen wilden Art ansehen; besonders ist das bei der Haustaube der Fall, die wohl grössere Rassenverschiedenheiten darbietet als irgend ein anderes Hausthier. Eine Vorstellung von dem riesigen Abstande, welcher hier zwischen den einzelnen Sorten besteht, wird der Vergleich von Abbildungen oder von Exemplaren einer »englischen Botentaube« und eines »kurzstirnigen Purzlers« geben, die weniger Aehnlichkeit miteinander aufzuweisen haben als manche wilde Formen, die man in ganz verschiedene Gattungen der grossen Familie der Columbiden stellt. Fast noch bedeutender als in der äusseren Tracht sind die Unterschiede im Skelete, und selbst demjenigen, welcher sich mit dem Studium des Knochenbaues der

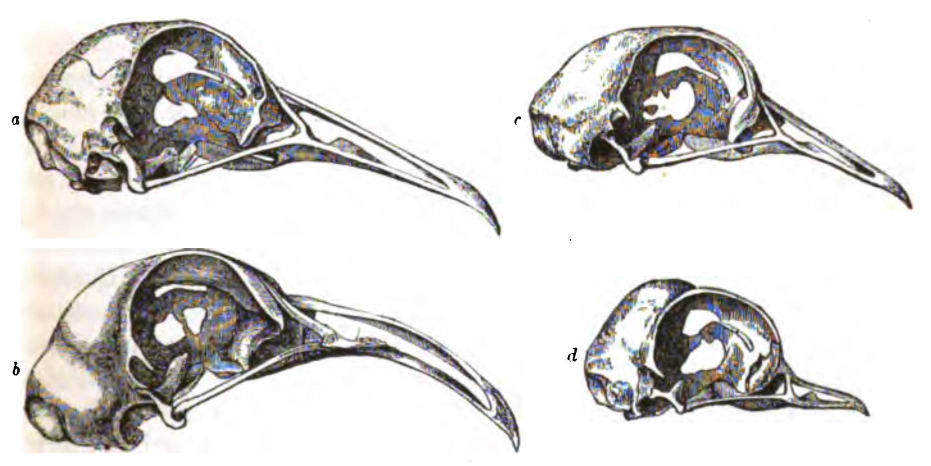


Fig. 2. Schadel verschiedener Taubenrassen nach Darwin.
a Englische Botentaube. *b* Bagadottentaube. *c* Wilde Felstaube. *d* Kurzstirniger Purzler.

Thiere nie beschäftigt hat, werden die merkwürdigen Contraste zwischen den abgebildeten vier Taubenschädeln (Fig. 2) auffallen; einer derselben ist von der gemeinen Felstaube, der wilden Stammform, aus deren Züchtung alle zahmen Rassen hervorgegangen sind, während die drei anderen von sehr veredelten Cultursorten herrühren.

Wir sehen also, dass auf dem Gebiete der Hausthiere und der Culturpflanzen durch Anhäufung der kleinen Verschiedenheiten, wie sie gelegentlich überall vorkommen, die Merkmale in einer sehr weitgehenden Weise verändert werden, und wir dürfen daraus schliessen, dass auch im Freileben dasselbe geschehen und Abweichungen auftreten können, welche so bedeutend sind, dass sie nicht nur Art-, sondern sogar Gattungsmerkmalen gleichgestellt werden müssen. Allerdings sind gegen diese Auffassung verschiedene Einwände erhoben worden, man sagt z. B., dass die Culturorganismen unter unnatürlichen Verhältnissen leben; allein ist der Mensch ein ausserhalb der Natur stehendes Wesen?

Er thut nichts Anderes, als dass er durch Aenderungen der Lebensbedingungen, einen Vorgang, der ja gelegentlich auch bei wild lebenden Organismen vorkommt, den Anstoss zum Auftreten von Abänderungen gibt und durch Auswahl der abändernden Individuen zur Nachzucht die Abweichungen häuft, er kürzt den Vorgang ab, aber er bringt keine wesentliche Aenderung in denselben; eine Verschiedenheit liegt nur darin, dass der Mensch die ihm nützlichen oder seinem Geschmacke, seiner Liebhaberei entsprechenden Abweichungen durch Züchtung häuft und dadurch im Einzelnen Ergebnisse hervorbringt, die gerade in dieser Form im Freien nie auftreten würden und sich hier auch grossentheils nicht erhalten könnten.

Man hat auch, um die Bedeutung der Züchtungsresultate abzuschwächen, angeführt, dass all' die Hausrassen, sich selbst überlassen und verwildert, in ihre ursprüngliche wilde Stammform zurückschlagen; diese Behauptung ist jedoch durchaus falsch, ja geradezu leichtfertig. Von vielen Hausthieren und Culturpflanzen kennen wir überhaupt die wilde Stammform nicht, von anderen lässt sich mit Leichtigkeit genau das Gegentheil beweisen; so wurden z. B. im 16. Jahrhundert zahme Kaninchen auf der Insel Porto Santo bei Madeira ausgesetzt; dieselben verwilderten, vermehrten sich in ungeheurer Masse und bildeten eine ganz beständige, eigenthümliche Rasse, welche aber von den wilden Kaninchen Europas ganz verschieden ist. Pferde sind in mehreren Gegenden der Erde verwildert, aber sie haben in verschiedenen Ländern ganz voneinander verschiedene Wildrassen geliefert, das wilde Pferd der Pampas weicht von demjenigen der Prairien Nordamerikas oder der Steppen Asiens ab und all' diese haben nichts gemein mit dem Ponny der Shetlandsinseln u. s. w. Allerdings sind die Merkmale unserer Culturorganismen wenig beständig, und namentlich bei sehr hoch veredelten Rassen gehen dieselben beim Verwildern leicht wieder verloren, und es lässt sich dabei in der Regel eine Annäherung, in einzelnen Fällen sogar eine wirkliche Rückkehr zur Stammart erkennen. Einerseits sind die Merkmale derselben solche, die dem Thiere oder der Pflanze im Freileben in der Regel nicht nützlich, ja sehr oft sogar geradezu schädlich sind, die natürliche Zuchtwahl wird demnach ihrer Erhaltung entgegenwirken; andererseits sind die neuen Eigenschaften in verhältnissmässig sehr kurzer Zeit erworben, sie sind nicht, wie bei den wilden Formen, durch die viele Jahrtausende lange Vererbung fixirt und befestigt, und ein Rückschlag, der ja auch bei Organismen im Freileben bisweilen vorkommt, wird natürlich hier bei der Zurückversetzung unter die ursprünglichen oder ihnen ähnliche Verhältnisse sehr leicht eintreten. Da aber bei diesem Vorgange trotzdem gewöhnlich nicht eine Rückkehr zur wilden Stammform, sondern höchstens eine Annäherung an dieselbe stattfindet, so sind wir vollständig zu der Behauptung berechtigt, dass der Mensch durch seine künstliche Züchtung neue Arten hervorgebracht hat.

Geographische Verbreitung der Pflanzen und Thiere.

Eine andere nicht minder wichtige Gruppe von Thatsachen liefert uns die geographische Verbreitung der Thiere und Pflanzen;[1]) auf jedem Schritte begegnen uns hier ausserordentlich merkwürdige Thatsachen, die eine Erklärung fordern, die eine solche in der Annahme einer allmäligen Veränderung in vollständig befriedigender Weise finden, die aber für die Voraussetzung der Unveränderlichkeit der Arten absolut unverständlich sind, ja unter dieser Voraussetzung direct zu absurden und unmöglichen Annahmen zwingen.

Wenn man die Bevölkerung der Erde, sowohl die des festen Landes wie diejenige des Meeres, in ihrer Vertheilung ins Auge fasst, so lässt sich eine Anzahl grosser Regionen oder Provinzen unterscheiden, von denen jede durch eine Reihe ihr eigenthümlicher und für sie bezeichnender Gruppen von Thieren und Pflanzen charakterisirt wird.

So bilden der ganze subtropische, gemässigte und kalte Theil von Europa und Asien mit Einschluss von Japan und der Abschnitt von Afrika nördlich der Sahara zusammen ein Gebiet, dessen Glieder in den grossen Hauptzügen der Zusammensetzung ihrer Landfauna miteinander übereinstimmen und welches als die paläarktische Region bezeichnet wird. In ähnlicher Weise umfasst die äthiopische Region Afrika südlich von der Sahara sammt Madagaskar und den Maskarenen und Seychellen, die indische Region[2]) umfasst Vorder- und Hinterindien, das südlichste China und den westlichen Theil des malayischen Archipels, während dessen östliche Hälfte mit Neu-Guinea, Neu-Holland, Neu-Seeland und der grossen Menge der polynesischen Inseln als australische Region zusammengefasst wird. In Amerika unterscheidet man zwei Regionen, nämlich die nearktische, d. h. Nordamerika, mit Ausschluss des südlichen tropischen Theiles, welcher mit Südamerika und den Antillen als neotropische Region vereinigt wird.

Natürlich sind diese Regionen nicht überall scharf voneinander getrennt, sondern da, wo zwei derselben unmittelbar, ohne eine Sonderung durch Meer, aneinanderstossen, ist ein mehr oder weniger breiter Strich, eine Art neutraler

---

[1]) Wallace, Geographische Verbreitung der Thiere. — Wallace, Island life.

[2]) Ich nehme den älteren, von Sclater vorgeschlagenen Namen »indische Region« anstatt des in der Regel üblichen »orientalische Region«, den Wallace gewählt hat. Der Grund, welcher gegen den ersteren Namen angeführt wurde, dass er nur »nach dem am wenigsten charakteristischen Theile der Region gewählt ist«, fällt für den deutschen Sprachgebrauch weg, der nicht nur Vorder- und Hinterindien kennt, sondern auch den malayischen Archipel häufig als das Gebiet der ostindischen Inseln bezeichnet. Dagegen ist »orientalische Region« für uns im höchsten Grade störend, da wir unter Orient in erster Linie ausschliesslich nicht zu dieser Region gehörige Gebiete, die Balkanhalbinsel, Kleinasien, Syrien, Aegypten, Arabien, Persien u. s. w. verstehen, welche grösstentheils der paläarktischen, zu einem kleinen Theile auch der äthiopischen Region zufallen.

Zone vorhanden, in welcher sich die Thiere von beiden Seiten begegnen und mengen. Aber abgesehen von dieser Vermischung an den Grenzen ist jedes dieser grossen Gebiete durch eine Reihe meist sehr auffallender Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet, die sich über ungeheure Strecken gleichbleiben, so dass z. B. die Wirbelthiere des nördlichen Japan mit denjenigen Westeuropas mehr Aehnlichkeit haben als mit jenen der nahegelegenen Philippinen.

Unter den bezeichnenden Familien oder Gattungen dieser grossen Regionen mögen hier nur einzelne wenige als Beispiele angeführt werden: Reh, Damhirsch und Dachs sind Charakterthiere des paläarktischen Gebietes, für Aethiopien sind Hippopotamus, Giraffe, Erdferkel und zweizehiger Strauss bezeichnend, die Beutelthiere, mit Ausnahme der Opossums, die Schnabelthiere, Ameisenigel und Casuare sind auf Australien beschränkt, Faulthiere, Gürtelthiere, Ameisenbären, Lamas, Meerschweinchen und eine Menge anderer Nager, ferner die dreizehigen Strausse kommen in Südamerika vor. In anderen Fällen sehen wir wichtige Thiergruppen in zwei oder drei benachbarten Regionen verbreitet, während sie allen anderen fehlen; so sind Elephant, Nashorn, Schuppenthiere, Halbaffen oder Lemuren und menschenähnliche Affen der äthiopischen und indischen Region gemeinsam, Affen mit zwei Prämolaren[1]) und schmaler Nasenscheidewand gehören der alten, Affen mit drei Prämolaren und breiter Nasenscheidewand der neuen Welt an, auf beide Amerika sind ferner Waschbär, Opossum, die Kolibris und andere beschränkt.

Von grösster Bedeutung ist für uns zunächst, dass die geographische Vertheilung der verschiedenen Gruppen, die wir heute finden, nicht eine Eigenthümlichkeit der heutigen Schöpfung darstellen, sondern dass dieselbe Anordnung, wenigstens in ihren Hauptzügen, schon in früheren Zeiten der Erdgeschichte dieselbe war, dass den jetzt lebenden verwandte, ausgestorbene Formen derselben Familie schon seit uralter Zeit dieselben Gegenden bewohnen. So kennt man in Südamerika dreizehige Strausse, Opossums, Faulthiere, Gürtelthiere und diesen beiden verwandte Riesenformen, ferner plattnasige Affen und Nagethiere, welche den heute dort vorkommenden sehr ähnlich sind, fossil, und mehrere dieser Abtheilungen scheinen schon seit einem sehr frühen Abschnitte der Tertiärzeit dieses Festland bewohnt zu haben. Die einzige vernunftgemässe Erklärung dieser Erscheinung ist, dass wir es mit Stämmen zu thun haben, die seit lange in Südamerika einheimisch sind und sich hier allmälig verändert und umgestaltet haben, und es scheint nach Darwin's eigener Darstellung, dass gerade diese Verhältnisse es waren, die ihn als jungen Mann auf den Gedanken der allmäligen Umänderung der Organismen brachten, als er auf seiner grossen Reise um die Erde die diluvialen Ablagerungen der Pampas mit ihren massenhaften Edentatenresten untersuchte.

---

[1]) Dem Zahnwechsel unterworfene vordere Backenzähne.

In derselben Weise finden wir auf dem australischen Festlande, das heute, abgesehen von Fledermäusen und den vom Menschen eingeführten Formen, an Säugethieren nur Beutelthiere und Monotremen[1]) enthält, auch in den knochenführenden älteren Ablagerungen nur die Reste von Beutelthieren, theilweise von riesenmässiger Grösse. Die Tertiärbildungen von Indien haben grossentheils Formen geliefert, die, soweit sie in der Jetztwelt nahe Verwandte haben, noch jetzt in derselben Gegend leben, so Elephanten, Nashörner, Büffel, specifisch indische Antilopen und Affen, Schuppenthiere u. s. w. Dazu gesellt sich aber noch ein zweites Element; wir haben oben gesehen, dass die indische und die äthiopische Region durch eine Anzahl wichtiger Gattungen miteinander verbunden sind. In früherer Zeit aber, als das rothe Meer noch nicht existirte und einem wärmeren Klima entsprechend die tropischen Formen weiter nach Norden reichten, waren auch die Beziehungen beider Bezirke zueinander weit innigere, und demgemäss finden sich in Indien fossil eine Anzahl von Formen, welche heute nur mehr in Afrika vorhanden sind, so der Schimpanse, die Giraffe, das Nilpferd und der afrikanische Strauss.

Von ganz besonderer Wichtigkeit sind jedoch diejenigen Fälle, in welchen heute die Verbreitung einer Thiergruppe mit den Voraussetzungen der Abstammungslehre nicht übereinzustimmen scheint, das Vorkommen der fossilen Verwandten aber die scheinbaren Widersprüche löst; es gilt das von denjenigen Fällen, in welchen eine Gattung oder Familie heute in zwei weit voneinander entfernten und durch Meer getrennten Gegenden wohnt, während die ausgestorbenen Verwandten auch in den zwischenliegenden Regionen vorkommen. So lebt der Tapir heute in Südamerika und in der malayischen Provinz, fossile Tapire aber kommen in der paläarktischen und in der nearktischen Region vor. Aehnlich verhält es sich mit den Kameliden, die heute in der südlichen Mittelmeerregion und in dem grössten Theile des südlich gemässigten Asien leben und in den Hochgebirgen Südamerikas durch die Lamas vertreten sind; fossil sind sie aber in Menge in Nordamerika, in geringerer Zahl auch in Indien und, wie es scheint, in Sibirien (*Merycotherium,* vom Kameel wohl nicht zu unterscheiden) vorhanden.

So auffallenden und entscheidenden Thatsachen braucht kein Wort der Erläuterung beigefügt zu werden; aber auch wenn wir uns ganz auf die lebenden Formen beschränken, so bleiben schon viele der einfachsten Thatsachen in dieser Richtung für den Anhänger der Beständigkeit der Arten schlechterdings unerklärlich. Warum sind die 120 Gattungen und 400 Arten der Kolibris in Amerika erschaffen worden, wo die einzelnen Theile des Festlandes und die verschiedenen Inseln ihre eigenen Formen besitzen, während sonst in der ganzen

[1]) Die niedrigste Abtheilung der Säugethiere, das Schnabelthier und den Ameisenigel (*Echidna*) umfassend.

Welt kein Vertreter dieser Familie vorhanden ist? Warum sind einige hundert Arten der Achatinellen für die Sandwichinseln ins Leben gerufen, während keine Art sich ausserhalb dieser Gruppe findet? Diese Frage wiederholt sich immer und immer bei jeder local beschränkten Gruppe, und immer fehlt die Antwort, so wie man sich vom Boden der Abstammungslehre entfernt.

Man hat allerdings, wenn auch eine Erklärung ausgeschlossen war, wenigstens auf gewisse Gesetzmässigkeiten hinzuweisen gesucht, z. B. dass unter ähnlichen äusseren Verhältnissen ähnliche Formen auftreten, oder dass mit der räumlichen Entfernung die Verwandtschaft der Faunen steigt und fällt, allein selbst diese Versuche sind vollständig unberechtigt. Was den Einfluss der Entfernung betrifft, so darf man nur daran erinnern, dass Japan in den wichtigsten Beziehungen mehr Verwandtschaft mit Westeuropa als mit den Philippinen zeigt. Noch auffallender und schlagender aber sind die Verhältnisse auf der Grenze zwischen indischer und australischer Region; hier liegen im malayischen Archipel östlich von Java zwei Inseln, Bali und Lombok, beide ungefähr in der Grösse von Corsica und durch einen Canal voneinander getrennt, der an seiner schmalsten Stelle nur 15 Seemeilen breit ist; der Abstand zwischen beiden Inseln beträgt also nicht ganz so viel als derjenige der Insel Capri von der Stadt Neapel; alle physikalischen Verhältnisse, Klima, Boden u. s. w., sind in Bali ebenso wie in Lombok, aber trotzdem haben sie in ihren Vögeln und Säugethieren weit weniger Aehnlichkeit miteinander als etwa England mit Japan, Bali ist in seiner Thierwelt ein Stück Hinterindien, Lombok ein Stück Australien.

Ebenso verhält es sich mit den äusseren Lebensbedingungen; allerdings lassen sich hier einzelne Belege anführen, welche zeigen, dass unter Umständen übereinstimmende physikalische Verhältnisse eine gewisse äussere Aehnlichkeit der Thier- und Pflanzenwelt selbst weit voneinander entfernter Gegenden hervorrufen; es handelt sich aber dabei nicht um wirkliche Verwandtschaft, sondern es sind oft vollständig verschiedene Typen, die in ihrer Tracht sich ähnlich werden, wie das z. B. bei den Salzpflanzen, bei den polsterbildenden, grossblumigen Alpengewächsen u. s. w. der Fall ist.

Betrachten wir z. B. Amerika; es gibt keine grösseren Gegensätze in den Lebensbedingungen als zwischen den tropisch üppigen Urwäldern im Gebiete des Marañon und Orinoco, den sonnenverbrannten, vegetationslosen Küsten von Peru, den feucht-kalten, nebeligen, von Stürmen gepeitschten Buchenwäldern des Feuerlandes, den Steppen der Pampas, den gewaltigen Ketten der Anden, den gemässigten Districten des östlichen Theiles der Vereinigten Staaten, den Prärien im Westen, den eisigen Regionen im Norden des Welttheils, und doch vom nördlichen Eismeer bis zum Cap Horn trägt die Fauna überall den specifisch amerikanischen Typus. Die bezeichnendsten Charaktervögel, die Kolibris, haben ihren Hauptsitz in den tropischen Gegenden Amerikas, aber einzelne Formen gehen im Süden hinab bis in die unwirtlichen Regionen der Magelhães-

Strasse und andere reichen im Norden bis in die kalten Regionen der ehemals russischen Besitzungen, wo auf Sitka noch der letzte Repräsentant derselben sich findet; und ebenso steigen sie in Menge hinan ins Hochgebirge der Anden, bis an die Grenzen des ewigen Schnees, nicht nur als flüchtige, verirrte Fremdlinge, sondern als ständige Bewohner, ja einzelne der südamerikanischen Bergriesen haben ihre eigenthümlichen Kolibriarten.

Auf der anderen Seite gibt es nur wenige Punkte in Amerika, welchen sich nicht verschiedene Oertlichkeiten in anderen Erdtheilen in Beziehung auf die klimatischen und sonstigen äusseren Lebensbedingungen an die Seite stellen liessen, aber nirgends kehren die Thierformen Amerikas wieder, nirgends ausserhalb der neuen Welt ist ein Faulthier, ein Gürtelthier, ein Kolibri oder irgend eine der zahllosen anderen specifisch amerikanischen Formen gefunden worden.

Unter diesen Verhältnissen ist die merkwürdige Verkettung von Erscheinungen, die uns die Thier- und Pflanzengeographie kennen lehrt, für den Anhänger der Beständigkeit der Arten eine ungeheure Anhäufung von reinen Unverständlichkeiten und Widersprüchen, denen er rathlos gegenübersteht, ja viele Fälle zwingen von diesem Standpunkte aus zu geradezu widersinnigen und unmöglichen Annahmen; wer in jeder einzelnen Species das Resultat eines selbstständigen Schöpfungsactes sieht, der muss doch wenigstens annehmen, dass dies in einer zweckmässigen Art und Weise geschehen, dass Fauna und Flora jedes Districtes den Verhältnissen, unter denen sie existirt, aufs Beste angepasst sei. Allein diese Voraussetzung trifft keineswegs zu, im Gegentheil lehren zahllose Beispiele, dass in vielen Gegenden die Thier- und Pflanzenwelt den Bedingungen, unter denen sie lebt, nicht im Mindesten entspricht: es ist eine allbekannte Thatsache, dass auf einer Menge von oceanischen Inseln, ja selbst auf einer so grossen Landmasse wie Neu-Seeland die einheimische Pflanzenwelt vor den Culturgewächsen, die der Europäer hingebracht, vor den Unkräutern, die er eingeschleppt hat, mit reissender Schnelligkeit sich zurückzieht und endlich verschwindet, und mit ihr gehen eine Menge von Insecten, Schnecken u. s. w., die auf diese Nahrung angewiesen sind, zu Grunde; es ist das in einem so hohen Grade der Fall, dass Wallace, einer der urtheilsfähigsten Kenner auf diesem Gebiete, sagt, dass in wenigen Jahrhunderten zahllose Arten auf diese Weise ausgestorben seien, und Moseley, einer der Zoologen der Challenger-Expedition, bezeichnet es als die nächste und wichtigste Aufgabe wissenschaftlicher Forschungsreisen, die Organismen dieser Inseln zu sammeln und zu studiren, ehe es unwiderruflich zu spät ist und sie durch die fremden Eindringlinge vertilgt sind.[1])

Ganz anders verhält es sich, wenn wir die Thatsachen der Pflanzen- und Thiergeographie vom Standpunkte der Abstammungslehre aus betrachten; dann

---

[1]) **Moseley**, Notes of a naturalist on the Challenger, pag. 598.

begreifen wir, dass z. B. der Stamm der Kolibris sich auf der amerikanischen Landmasse, den überaus mannigfaltigen Lebensbedingungen und der Grösse des Areals entsprechend, in zahlreiche Gattungen und Arten spalten konnte, dass überhaupt die grosse Mehrzahl aller Thiergruppen, soweit sie nicht über die ganze Welt verbreitet sind, wenigstens zusammenhängende Wohngebiete haben, so dass ihre jetzige Vertheilung als die Folge gemeinsamer Herkunft von einem Stammtypus betrachtet werden kann, dessen voneinander abweichende Nachkommen allmälig einen grösseren Flächenraum besiedelten. Für die Descendenzlehre bilden im Gegentheil die in sehr viel geringerer Anzahl vorhandenen Familien oder Gattungen Schwierigkeiten, deren Angehörige in weit voneinander entlegenen Ländern zerstreut vorkommen; solche Fälle sind z. B. die Tapire, welche jetzt auf das malayische Gebiet und Südamerika beschränkt sind, oder die Lungenfische, welche im tropischen Afrika, in Brasilien und Queensland (Australien) vorkommen. Hier haben wir es, wie sich in den genauer bekannten Fällen herausstellt, mit geologisch sehr alten Typen zu thun, die in der Vorzeit sehr grosse Verbreitungsbezirke besassen, die aber jetzt bis auf wenige, geographisch isolirte Vertreter ausgestorben sind. Es ist nicht möglich, hier auf einzelne Fälle weiter einzugehen, und um so weniger nothwendig, da wir in späteren Abschnitten noch wiederholt auf diesen Gegenstand zurückkommen werden.

Vor Allem ist es die Bevölkerung der Inseln, welche in klarster Weise für die allmälige Veränderung der Organismen spricht;[1]) schon die einfache Thatsache, dass, so weit unsere Kenntniss reicht, keine Insel, die mehr als 300 Seemeilen vom nächsten Festland entfernt ist, andere eingeborene Landsäugethiere als Fledermäuse besitzt, dass die Fledermäuse aber sehr oft den Inseln eigenthümlichen Arten, in einzelnen Fällen sogar selbstständigen Gattungen angehören, ist von geradezu überwältigender überzeugender Macht. Für Landsäugethiere, die kein Flugvermögen besitzen, gibt es kein natürliches Transportmittel, um sie über so weite Meeresstrecken gelangen zu lassen, sie fehlen daher auf jenen entfernten Inseln; die Fledermäuse dagegen können über grosse Strecken fliegen, sie werden namentlich von Stürmen auf ungeheure Entfernungen verschlagen, und so können sie auch jene Inseln erreichen und dort zu neuen Arten, ja selbst Gattungen sich umgestalten; der Anhänger der Unveränderlichkeit müsste dagegen annehmen, dass die Fledermausgattung *Notopteris* eigens für die Fidji-Inseln, *Mystacina* für Neu-Seeland, zahlreiche eigenthümliche Arten für andere Inseln geschaffen worden seien, dass aber dort nicht auch andere Säugethiere vorhanden sind, wäre eine unverständliche und unverständige Laune der Natur.

Aber nicht nur diese eine Thatsache lehrt uns der Charakter der Inselbevölkerungen kennen, sie liefern uns noch eine Reihe der wichtigsten Belege,

---

[1]) Wallace, Island life.

auf die wir an der Hand der Untersuchungen von Wallace etwas weiter eingehen müssen; bei sogenannten continentalen Inseln, welche dem Festlande naheliegen und mit diesem nachweisbar noch vor kurzer Zeit zusammengehangen haben, sehen wir den einfachsten Fall, den die britischen Inseln als ausgezeichnete Beispiele anschaulich machen; Thiere und Pflanzen stimmen fast alle mit denen des benachbarten Festlandes überein, nur ist die Zahl der Formen auf der Insel stets viel geringer; ganz vereinzelt treten sehr wenige eigenthümliche Typen auf; so wird das schottische Rothhuhn von fast allen Ornithologen als eine selbstständige, wenn auch dem Schneehuhn Norwegens verwandte Art betrachtet; zwei weitere Vögel, Meisen, sind wenigstens scharf ausgesprochene britische Varietäten; auch eine beschränkte Anzahl von Insecten- und Pflanzen scheint England eigenthümlich.

Einen andern Fall sehen wir z. B. bei den Azoren, welche uns eine Classe von verhältnissmässig noch wenig abweichenden oceanischen Inseln kennen lehren sollen, zu der noch die Canaren, Capverden, Madeira, die Bermudas u. s. w. gehören. Die Azoren sind 900 Seemeilen von der portugiesischen Küste entfernt, etwas näher liegt Madeira, etwas weiter die afrikanische Küste. Wir treffen keinen einheimischen Vertreter der Landsäugethiere (natürlich abgesehen von Fledermäusen), der Reptilien oder Amphibien; von Landvögeln sind einige ausgezeichnete Flieger, welche gelegentlich die Azoren besuchen, während 18 Arten ständig dort wohnen und brüten; es sind lauter Formen, die auch an den nächstgelegenen Küsten häufig vorkommen, wie Wachtel, Felstaube, Staar, Canarienvogel, Zaunkönig u. s. w., und da kaum ein heftiger Sturm vorbeigeht, ohne dass neue Ankömmlinge herverweht würden, so kann über deren Herkunft kein Zweifel sein. Unter den Insecten finden wir viele europäische und eine geringere Anzahl von canarischen oder Madeira-Arten, und eine Anzahl eigenthümlicher Formen, deren nächste Verwandte meist in den eben genannten Ländern, in einzelnen, überaus seltenen Fällen in Amerika leben. Die Landschnecken haben eine etwas grössere Zahl eigenthümlicher Typen aufzuweisen, im Allgemeinen schliessen sie sich eng an südeuropäische Vorkommnisse an, und ähnliche Verhältnisse finden wir bei den Pflanzen.

Wir sehen also auch hier wieder engsten Anschluss an die verhältnissmässig nächstgelegenen, wenn auch an sich weit entfernten Länder, aber Beschränkung der Bevölkerung auf solche Organismen, welche nachgewiesener Weise einen Transport über Meer theils schwimmend, theils fliegend ohne Nachtheil ertragen können, endlich eine nicht unansehnliche Zahl eigenthümlicher Formen wenigstens unter den niederen Thieren und den Pflanzen. Dasselbe Verhältniss finden wir auch in allen ähnlichen Fällen, nur mit dem Unterschiede, dass es nicht immer die nächstgelegene Küste ist, mit welcher Fauna und Flora am meisten Uebereinstimmung zeigen, sondern bei nicht allzugrossen Entfernungsunterschieden diejenigen, mit welchen die Verbindung am leichte-

sten ist, d. h. das Festland, von dem her die Mehrzahl der heftigsten Stürme weht, in zweiter Linie, von dem die herrschende Meeresströmung kommt. Daraus erklärt es sich z. B. sehr einfach, dass Madeira und die Canaren den südeuropäischen, nicht den äthiopischen Charakter tragen.

Einen sehr grossen Schritt weiter führt uns die Betrachtung der Galopagos, welche im stillen Ocean, westlich von Amerika, unter dem Aequator liegen: sie sind von der Küste von Ecuador nur 600 Seemeilen entfernt, liegen also dem Festlande näher als die Azoren, aber trotzdem ist ihre Fauna und Flora sehr viel eigenartiger, ein Verhältniss, das mit Sicherheit dem Umstande zugeschrieben werden darf, dass die Galopagos in einem Meerestheile liegen, in welchem heftige Stürme kaum vorkommen, und also eine fortwährende Zufuhr von neuen Ansiedlern nicht oder nur sehr spärlich stattfindet. Fast alle Arten und viele Gattungen von Thieren und ein sehr grosser Theil der Pflanzen sind der Inselgruppe eigenthümlich und ausserhalb derselben nicht gefunden worden, aber trotzdem zeigt die gesammte Fauna und Flora in allen Einzelheiten ganz ausgesprochenen westamerikanischen Charakter, alle nächsten Verwandten finden sich auf dem nahe gelegenen Festlande.

Den höchsten Grad der Absonderung endlich stellen uns St. Helena und die Sandwichinseln dar, verlorene Posten im weiten Ocean mit so eigenthümlicher Thier- und Pflanzenwelt, dass man für viele der Einwohner überhaupt keine bestimmte Verwandtschaft mit Vorkommnissen eines andern Theiles der Erde nennen kann; offenbar sind sie schon seit sehr langer Zeit bevölkert, und neue Ansiedler kommen entweder gar nicht mehr oder nicht in ausschlaggebender Weise nach. Aber trotzdem lässt sich bei den Sandwichinseln noch immer erkennen, dass ihre Producte mit Australien und Polynesien am meisten Beziehungen haben, und auch auf St. Helena wiegt das südafrikanische Element, wenn auch mit europäischer und südamerikanischer Beimengung, immerhin vor.

In wenigen kurzen Zügen wurden an einigen Beispielen die wichtigsten Thatsachen angedeutet, welche uns die Bevölkerungen der Inseln lehren; wir haben gesehen, dass ihre Thiere und Pflanzen sich ausnahmslos an diejenigen nahe gelegener Festlandsküsten anschliessen, und zwar am meisten an diejenigen, von welchen her eine Uebertragung durch Stürme und Strömungen am leichtesten stattfinden kann; dass sich ihre Bevölkerung mit kaum nennenswerthen Ausnahmen aus solchen Vorkommnissen zusammensetzt, welche verhältnissmässig gut zur Verschleppung übers Meer geeignet sind, endlich, dass je grösser die Isolirung der Insel, um so schärfer ausgesprochen die Eigenart ihrer Einwohner ist. Es würde zu weit führen, weiter in Einzelheiten dieses Gegenstandes einzugehen, deren Darwin und vor Allem Wallace eine Menge von höchstem Interesse mittheilen, aber schon das, was wir hier kennen gelernt haben, genügt, um zu zeigen, dass alle diese Erscheinungen mit den Voraus-

setzungen der Abstammungslehre aufs Beste übereinstimmen und sich durch sie aufs Einfachste und Ungezwungenste erklären lassen, während jede andere Auffassung denselben absolut rathlos gegenübersteht und an jeder Möglichkeit einer Deutung verzweifeln muss. Ja diese Thatsachen sind so schlagend, dass selbst einige Gegner der Veränderlichkeit der Arten aus derartigen Verhältnissen schliessen, dass diese oder jene Insel von einem benachbarten Festlande aus besiedelt worden sei, ohne bei diesem unbewussten Zugeständnisse daran zu denken, dass sie dabei ihren grundsätzlichen Standpunkt vollständig preisgeben.

Die paläontologischen Formenreihen.

Die Beobachtungen an Hausthieren und Culturpflanzen und über die Verbreitung der Thiere und Pflanzen bieten die nächstliegenden Belege aus der Jetztwelt für die Veränderlichkeit der Arten. Man hat dem allerdings eine andere Beobachtung entgegenzusetzen gesucht, dass nämlich die Thiermumien und die Pflanzenreste, die man in den altägyptischen Denkmälern gefunden hat, keinen Anhaltspunkt für die Annahme einer seither eingetretenen Veränderung der Formen liefern. Als das merkwürdige Volk des Nillandes vor einer Reihe von Jahrtausenden die Leiber von Rindern, Katzen, Krokodilen, Ibis u. s. w. einbalsamirte, dachte wohl keiner der damals Lebenden, dass diese Reste einst mit der grössten Sorgfalt geprüft, ihre Knochen verglichen und gemessen werden würden, um über eine wichtige wissenschaftliche Frage Aufschluss zu erhalten. Als man von der Dauer geologischer Zeiträume noch keine richtige oder genügende Vorstellung hatte, konnte das allerdings als ein schwerwiegender Beweis gelten, heute aber wissen wir, dass ein Abschnitt von 4000 oder 5000 Jahren, geologisch gesprochen, nur einen Augenblick darstellt, und dass das Gleichbleiben der Thiere und Pflanzen während desselben für die Beständigkeit der Arten nicht mehr beweist als für das Stillstehen einer Uhr der Umstand, dass man die Bewegung des Stundenzeigers mit freiem Auge nicht sieht.

Natürlich ist hier, wo es sich um die Veränderung der Arten im Laufe der Zeit handelt, vor Allem die Paläontologie im Bunde mit der Geologie dazu berufen, entscheidend einzugreifen, und in der That liefert sie auch Beweise für die Umgestaltung der Arten, wie sie vollständiger kaum erwartet werden können; allerdings hört man oft genug von Gegnern der Veränderlichkeit als einen sehr wesentlichen Einwurf erwähnen, dass weder die Jetztzeit noch die Ablagerungen der Vorzeit uns jene vollständigen Uebergänge zeigen, welche der Theorie nach existirt haben müssen, allein wir werden uns überzeugen, dass dies ein vollständiger Irrthum ist. Wenn in der Jetztzeit eine Formengruppe in vollster Umgestaltung begriffen ist und ein ursprünglicher Stamm sich theilt, so kann uns kein anderes Bild entgegentreten als dasjenige, welches uns jetzt Weiden, Eichen, Brombeeren, Rosen unter den Pflanzen, die Störe unter den

Fischen, die *Melanopsis, Achatinella, Iberus, Buccinum* unter den Conchylien, und zahlreiche andere zeigen, und ebenso werden wir sehen, dass auch die Paläontologie uns Vorkommnisse dieser Art kennen lehrt. Es ist das ein Gegenstand von sehr grosser Bedeutung, welchem bisher viel zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden ist, so dass die Ansichten sich noch unvermittelt gegenüberstehen; beim Erscheinen der »Entstehung der Arten« konnte Darwin sagen, das Fehlen der zahlreichen Zwischenstufen in den älteren Bildungen sei vielleicht der handgreiflichste und gewichtigste Einwurf, den man seiner Theorie machen könne, während ein erfahrener Geologe, Trautschold, seiner Verwunderung Ausdruck gab, dass jener nicht die verschiedenen Uebergangsformen zwischen fossilen Arten zu einem Hauptbeweise für seine Anschauungen gemacht habe.[1]) Heute nach einem Vierteljahrhundert sind die Ansichten noch immer getheilt, und während die Einen behaupten, dass die Paläontologie den sicheren Beweis für die Richtigkeit der Abstammungslehre liefere, sind die Anderen nicht minder fest überzeugt, dass dieselbe Wissenschaft deren vollständige Widerlegung in sich schliesse.

Es rührt das zum grossen Theile davon her, dass verschiedene Forscher bei ihren Untersuchungen über diesen Gegenstand verschiedene Wege einschlagen und über den relativen Werth dieser sehr verschiedener Ansicht sind; für die hier zunächst uns beschäftigende Frage, ob die Art unveränderlich ist oder nicht, kann offenbar nur der Vergleich der zunächst miteinander verwandten Formen aus verschiedenen der Zeit nach aufeinanderfolgenden Schichten entscheidend sein. Wer allerdings glaubt, dass es genügt, eine paläontologische Sammlung zu betrachten oder in der Natur an irgend einem Profile mit regelmässig aufeinanderfolgenden Schichten die Versteinerungen jeder einzelnen Bank zu sammeln und dieselben dann miteinander zu vergleichen, um sofort eine Menge von allmälig abändernden Formenreihen zu entdecken, der wird sich in hohem Grade enttäuscht fühlen; der Nachweis ist ein sehr schwieriger, und es gehört, von seltenen Ausnahmsfällen abgesehen, sehr grosses Material an Versteinerungen von vielen verschiedenen Fundorten dazu, um zu einem Ergebnisse zu gelangen und wenigstens eine oder die andere Reihe festzustellen.

Um dies zu verstehen, müssen wir uns in erster Linie an die Unvollständigkeit der geologischen und paläontologischen Ueberlieferung erinnern, daran, dass wir von den Land- und Süsswasserbewohnern der Vorzeit nur einen verschwindend kleinen Bruchtheil und selbst von den Meeresthieren aller Wahrscheinlichkeit nach kaum mehr als ein Procent derjenigen Formen kennen, welche einst gelebt haben. Wenn die Arten, welche gefunden worden sind, sich

---

[1]) Trautschold, Uebergänge und Zwischenvarietäten. Bulletins de la société des Naturalistes de Moscou, 1860, Bd. XXXIII, S. 519.

gleichmässig auf alle Abtheilungen der Meeresthiere vertheilen würden, so wäre es selbstverständlich ganz unmöglich, auch nur eine einzige Stammreihe zu verfolgen; wir würden aus jeder Reihe oder Gruppe nur immer etwa das hundertste Glied kennen, die Verschiedenheiten wären bei solchem Abstande so riesige, dass es gar nicht möglich wäre, die stammverwandten Typen in Zusammenhang zu bringen.

Glücklicherweise verhält es sich nicht so; zu jeder Zeit waren einige Gattungen oder Familien überaus häufig und verbreitet, andere dagegen selten und spärlicher vertreten. Von den ersteren blieben natürlich verhältnissmässig viele Exemplare erhalten, und indem man nun diejenigen Gattungen aufsucht, die durch eine längere Periode herrschend waren, und ihre häufigsten Vertreter miteinander vergleicht, gelingt es, die Abänderung unmittelbar nachzuweisen.

Allerdings sind auch bei genügendem Material die Verhältnisse in der grossen Mehrzahl der Fälle nicht so einfach, dass das Vorhandensein der genetischen Formenreihen sofort auffällt, sondern es bedarf sehr eingehenden Studiums, besonders auf diesen Gegenstand gerichteter Aufmerksamkeit und scharfer Kritik, um derartige Thatsachen festzustellen. Leider ist die Zahl der Paläontologen, welche bei ihren Untersuchungen diesen Punkt näher ins Auge gefasst und demselben die nöthige Würdigung geschenkt haben, eine verhältnissmässig geringe. Ueberdies ergeben sich verschiedene äussere Verhältnisse, welche die Verfolgung dieses Zieles sehr erschweren; das wesentlichste Hinderniss dieser Art ist darin gelegen, dass ziemlich selten in einer Hand sehr reichliche Vertreter einer und derselben Thiergruppe aus mehreren der Zeit nach aufeinander folgenden Horizonten und von sehr zahlreichen, über ein sehr weites Gebiet vertheilten Fundorten vereinigt sind; im Gegentheil sind die meisten paläontologischen Arbeiten, welche erscheinen, Localmonographien oder Beschreibungen der Fauna eines einzelnen Horizontes, bei denen, wie ich aus eigener Erfahrung nur zu gut weiss, die Verfolgung der Abstammungsverhältnisse im höchsten Grade erschwert ist. In Folge dessen ist die Zahl der Fälle, in welchen die allmälige Veränderung einer Form durch längere Zeit verfolgt werden konnte, wenn auch an sich nicht unbedeutend, so doch geringer, als man glauben sollte; jedenfalls lässt sich schon heute mit Bestimmtheit sagen, dass so ziemlich überall, wo mit halbwegs günstigem Material und mit eigens diesem Gegenstand zugewandter Aufmerksamkeit zu Werke gegangen wurde, auch immer der Nachweis wenigstens einer oder der anderen Formenreihe gelang.

Der Erste, welcher diesen Weg betrat, war Hilgendorf mit seiner allgemein bekannt gewordenen Untersuchung über die Süsswasserablagerungen von Steinheim in Württemberg,[1]) während Waagen bei marinen Fossilien, bei

---

[1]) Hilgendorf, *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süsswasserkalk. Monatsberichte der Berliner Akademie, 1866.

Ammoniten der Juraformation die ersten Formenreihen erkannte;[1]) zahlreiche spätere Beobachtungen ähnlicher Art schliessen sich den ihrigen an. Trotzdem aber ist es bei der Unvollkommenheit der Ueberlieferung ganz unmöglich, für einen grossen Theil der Organismen vollständige Stammbäume, welche die Veränderung von Art zu Art zeigen, herzustellen, auch vom Standpunkte der Abstammungslehre kann nicht mehr vorausgesetzt werden, als dass ein verhältnissmässig kleiner Theil der Fauna in Formenreihen gepasst werden könne, die grosse Mehrzahl der Typen wird stets scheinbar durchaus unvermittelt dastehen.

Die paläozoischen Reste sind in dieser Richtung noch ausserordentlich wenig untersucht worden, doch ist es bei einzelnen Arten aus den Classen der Brachiopoden, Korallen und Crinoiden gelungen, allmälige Abänderung nachzuweisen. Verhältnissmässig am meisten ist bei den Fossilien der mesozoischen Zeit geschehen, und in der That kennt man hier bei den häufigsten Typen der Meeresconchylien, namentlich bei den sogenannten Ammoniten, ziemlich viele Formenreihen; bei anderen Typen, bei den Muschelgattungen *Pholadomya, Inoceramus, Halobia,* bei manchen Brachiopoden, vereinzelten Seeigeln wurden dieselben Erscheinungen beobachtet. Die Tertiärzeit, deren Thiere sich den jetzt lebenden schon so sehr nähern, bietet weitaus die günstigsten Verhältnisse, die jedoch noch nicht genügend ausgenützt worden sind. Aus dem Tertiär sind für die Erforschung der Abstammungsverhältnisse der Meeresconchylien einige wichtige Belege beigebracht worden; aber trotzdem liesse sich gerade hier, wie man mit voller Bestimmtheit sagen kann, sehr viel mehr leisten; in der Geschichte der Paläontologie spielen die endlosen Streitigkeiten eine grosse Rolle, ob alle Arten der Tertiärformation dieser eigenthümlich sind, oder ob dieselbe eine grössere oder geringere Zahl von Arten mit der Jetztwelt gemein hat; die Einen behaupteten, dass zwar viele Tertiärversteinerungen jetzigen Formen sehr ähnlich seien, sich aber von diesen doch durch gewisse, wenn auch geringfügige Merkmale unterscheiden, während andere sich nicht minder bestimmt dahin aussprachen, dass in einigen Fällen beiderlei Vorkommnisse vollkommen miteinander übereinstimmen, in anderen dagegen gewisse Unterschiede erkennen lassen, die aber oft durch Uebergangsglieder ausgeglichen werden. In jener Zeit, vor dem Auftreten Darwin's, war das ziemlich räthselhaft und musste zur Quelle fortwährenden Streites werden, ob man es mit verschiedenen Arten oder mit Abänderungen einer und derselben Art zu thun habe; heute verhält sich die Sache anders, wir erkennen darin die Spuren abändernder Reihen, und es ist nur zu bedauern, dass noch nicht mehr geschehen ist, um den wissenschaftlichen Schatz, der hier verborgen liegt, zu heben.

---

[1]) Waagen, Formenreihe des *Ammonites subradiatus.* Benecke's geognost.-paläontolog. Beiträge, vol. II.

Ich führe von vielen Beispielen in dieser Richtung nur ein einziges an, welches darum von Wichtigkeit ist, weil es von einem genau arbeitenden Forscher mehrere Jahre vor dem Auftreten von Darwin's Lehre aufgefunden und mitgetheilt wurde, ohne jede theoretische Voreingenommenheit und ohne Ahnung, dass solche Fälle einmal für die Frage der Umgestaltung der Arten von Wichtigkeit werden könnten. In der Beschreibung der tertiären Mollusken der Umgebung von Wien hebt M. Hörnes[1]) hervor, dass die miocäne Form, welche man als *Cancellaria cancellata* (Fig. 3) zu bezeichnen pflegt, von dem jetzt lebenden Typus dieser Art sich ziemlich bedeutend unterscheidet, dass man aber doch beide nicht specifisch voneinander trennen dürfe, weil die der Zeit nach dazwischen liegenden Exemplare aus dem Pliocän den Uebergang zwischen ihnen herstellen; er erkannte also die Thatsache der allmäligen Veränderung, schildert sie aber natürlich in einem der damaligen Auffassung angemessenen Kleide.

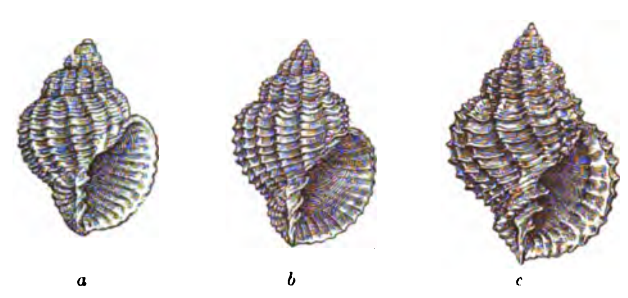


Fig. 3. *Cancellaria cancellata.* *a* Mutation aus dem Miocän von Gainfahrn bei Wien. *b* Aus dem Pliocän von Asti in Italien. *c* Lebend.

Auch bei einzelnen fossilen Säugethieren jüngerer Perioden, bei einigen Pflanzen derselben Zeit werden ähnliche Verhältnisse erwähnt, ganz besonders gross aber scheinen die Veränderungen zu sein, denen die Gehäuse der Foraminiferen, schalentragender, meist mikroskopischer Thierchen auf der niedrigsten Organisationsstufe, unterworfen sind. Nach der Ansicht mancher Forscher, wie Carpenter, Brady, Rupert Jones und Parker, stellen dieselben in ihrem Auftreten von der Kohlenformation bis auf den heutigen Tag ein Chaos von ineinander laufenden und verschwimmenden Formen dar, unter denen Gattungen und Arten nur rein willkürlich unterschieden werden können; allerdings ist die Darstellung dieser Forscher nicht derartig, dass daraus überall gefolgert werden könnte, was einer schwankenden Variabilität, was einer allmäligen Umgestaltung in der Zeit zugeschrieben werden kann, und überdies werden diese Ansichten von anderen sehr gründlichen Kennern dieser Thiere nicht in ihrem ganzen Umfange getheilt, immerhin aber scheint so viel sicher, dass auf diesem Formengebiete die ausgedehntesten Uebergangsreihen vorkommen, die man bis jetzt kennt.

Besonders vollständige Reihen haben die tertiären Süsswasserconchylien geliefert; es könnte das als ein Widerspruch gegen das früher über die ausser-

[1]) M. Hörnes, Die fossilen Mollusken des Wiener Tertiärbeckens. Bd I.

ordentliche Unvollkommenheit unserer Kenntniss der fossilen Land- und Süsswasserbewohner Gesagte gelten. Allein wenn auch von der Gesammtheit dieser Formen sehr wenig überliefert worden ist, so ist es doch natürlich, dass, wenn einmal die Ablagerungen aus einem Binnensee sich erhalten, die Gelegenheit zur Beobachtung der allmäligen Entwicklung seiner Fauna eine überaus günstige sein muss. In manchen Fällen haben sich gewisse Formengruppen in einem solchen Wasserbecken selbstständig entwickelt, und dann liegen natürlich alle Typen und die Uebergänge zwischen denselben auf engem Raume beisammen, die wir bei marinen Vorkommnissen von oft mehr als hundert Meilen voneinander gelegenen Fundorten zusammensuchen müssen.

Als ein Beispiel einer allmälig abändernden Formenreihe mögen die Umgestaltungen gewisser Schnecken aus der Gattung *Paludina* hier aufgeführt werden; im südöstlichen Europa fanden sich während eines bestimmten Abschnittes der jüngeren Tertiärzeit mehrere grosse Süsswasserseen, von denen einer das jetzige niederungarische Becken, ein anderer Westslavonien, ein dritter einen Theil Rumäniens einnahm; andere befanden sich im heutigen Albanien bei Ipek, in verschiedenen Theilen Griechenlands und an Stellen, welche heute zum Theil vom ägäischen Meere eingenommen sind u. s. w. In diesen Wasserbecken lebte eine reiche Menge von Muscheln und Schnecken, welche theilweise durch ihre Grösse, Schönheit und reiche Verzierung ausgezeichnet sind und von denen mehrere nahe Verwandtschaft zu Arten haben, welche jetzt in China und Nordamerika leben. Die prachtvollste Conchylienfauna enthielt der westslavonische See, aus dem sich eine ausserordentlich mächtige Schichtfolge von Sanden, Thonen und Kohlenflötzen absetzte. Die Zahl der Arten, welche aus demselben bekannt geworden ist, erhebt sich schon jetzt auf etwa 200, und immer neue Funde gesellen sich dazu, so dass man mit Sicherheit sagen kann, dass der Reichthum noch bei Weitem nicht erschöpft ist.

Die Fossilien sind in dieser mächtigen Schichtreihe nicht gleichmässig vertheilt, sondern man findet oft auf beträchtliche Strecken nicht eine Spur, während sie dann in einzelnen Bänken in solchen Mengen aufgehäuft sind, dass man an gewissen Orten die prachtvollsten Reste geradezu mit Schaufeln in Säcke füllen kann. Wenn man nun die Stücke aus den verschiedenen, durch grössere Zwischenräume versteinerungsleeren Sediments voneinander getrennten Muschelbänken miteinander vergleicht, so findet man, dass fast jede ihre eigenthümlichen Formen führt und nur ziemlich wenige durch zwei oder mehrere solcher Horizonte hindurchgehen; nehmen wir z. B. die häufigste und bezeichnendste Gattung *Vivipara* oder *Paludina*,[1]) so zeigt sich fast jede Form eines Horizontes einer solchen aus dem nächst älteren sehr ähnlich, aber doch durch

[1]) Neumayr und Paul, Die Congerien- und Paludinenschichten Westslavoniens. Abhandlungen der geolog. Reichsanstalt, Bd. VII.

bestimmte Merkmale von derselben verschieden, und je grösser der Abstand zweier Schichten im Gebirge voneinander ist, um so verschiedener gestalten sich auch ihre Organismen.

Eine genaue Untersuchung ergibt aber noch eine weitere wichtige Thatsache; die Hauptform jeder einzelnen Schicht ist meist ziemlich beständig und zeigt verhältnissmässig wenig Abweichungen, aber doch finden sich stets wenigstens einige abweichende Stücke, welche sich theils der Form der nächst höheren, theils derjenigen der nächst tieferen Muschelbank nähern, und durch Benützung dieser meist ziemlich seltenen Varianten gelingt es nun, eine Anzahl von

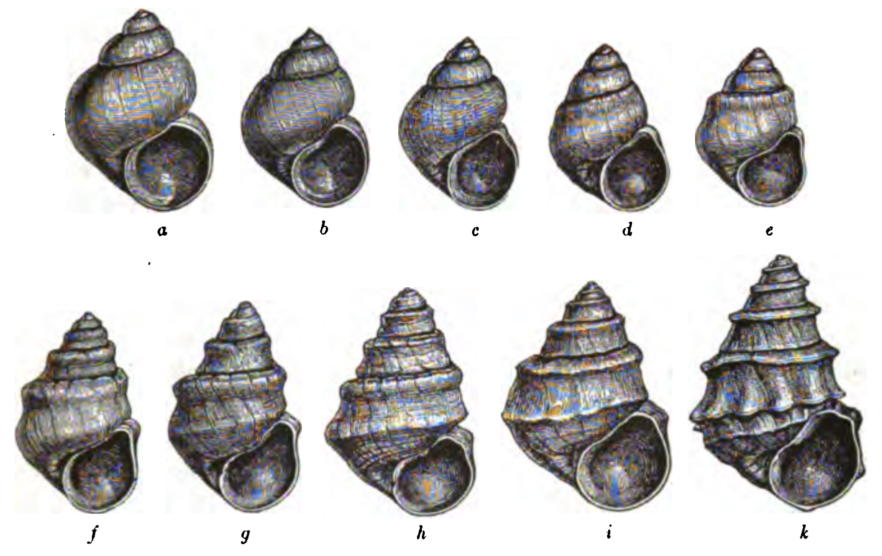


Fig. 4. Formenreihe abändernder Paludinen aus den unterpliocänen Paludinenschichten Slavoniens. *a Paludina Neumayri* aus den tiefsten Schichten. *k Paludina Hoernesi* aus den höchsten Schichten. *b* bis *i* Zwischenformen aus dazwischenliegenden Schichten.

Formenreihen herzustellen, deren sämmtliche Glieder durch vollständige Uebergänge miteinander verbunden sind. Die beistehende Abbildung (Fig. 4) zeigt eine solche Formenreihe von ausserordentlicher Ausdehnung und Vollständigkeit, deren Anfangsglieder aus dem tiefsten Theile, die Endglieder aus einem sehr hohen Niveau innerhalb der Paludinenschichten stammen; die Stammform, welche den Namen *Paludina Neumayri* erhalten hat (Fig. 4, *a*), hat ganz den Typus der gewöhnlichen Vertreter der Gattung, wie sie noch jetzt in unseren Gegenden vorkommen, und namentlich steht sie der jetzt lebenden *Pal. unicolor* der Mittelmeerländer nahe, während Fig. 4, *k*, *Pal. Hoernesi*, einer eigenthümlichen Gruppe angehört, die jetzt nur mehr in Nordamerika und in dem Süsswassersee von Tali-Fu in China (Provinz Yünnan) vorkommt und für welche eine selbstständige Gattung, *Tulotoma*, errichtet worden ist.

Es wäre überflüssig, hier eine grosse Anzahl anderer Beispiele anzuführen, in denen sich ähnliche Verhältnisse wiederholen; in einigen Fällen ist die allmälige Abänderung bis zu einem Betrage nachgewiesen, dass derselbe von denjenigen, welche die vorhandenen Uebergänge nicht kannten, zur Begründung einer neuen Gattung für genügend erachtet wurde und die angenommenen Speciesunterschiede innerhalb derselben Gruppe ausserordentlich weit übersteigt. Damit ist der unmittelbare, handgreifliche Beweis geliefert, dass eine Veränderung der Art in der Zeit durch allmälige Anhäufung kleiner Verschiedenheiten stattfindet, und eine andere Deutung dieses Verhaltens scheint mir durchaus ausgeschlossen.

Allerdings ist dieses Ergebniss nicht ganz unangefochten geblieben. Die Richtigkeit der thatsächlichen Beobachtungen ist in der grossen Mehrzahl der Fälle nie in Zweifel gezogen, ja von verschiedenen Gegnern der Abstammungslehre rückhaltslos anerkannt worden; dagegen hat man den Versuch gemacht, den Thatsachen eine andere Deutung zu geben. Man bezeichnet die einzelnen aufeinanderfolgenden Glieder einer solchen Formenreihe nach dem Vorgange von Waagen als »Mutationen«, während die gleichzeitigen, ein und derselben Zeit oder Schicht angehörigen Abänderungen Varietäten oder Variationen genannt werden. Man hat nun zu zeigen versucht, dass Variationen und Mutationen in keiner Weise wesentlich voneinander abweichen, dass man es in den letzteren lediglich mit zeitlich aufeinanderfolgenden Varietäten zu thun habe, nicht mit einer Veränderlichkeit der Arten im Sinne Darwin's, und dass ein Schluss im Sinne der Abstammungslehre aus den Mutationen nicht gezogen werden könne, nachdem ebensolche Schwankungen und Varietäten auch unter den Formen eines und desselben Zeitraumes vorkommen.



Fig. 5. *Paludina Margeriana* aus dem grossen See von Tali-Fu in der südchinesischen Provinz Yünnan. Gekielte und glatte Varietät.

Dass sehr bedeutende gleichzeitige Variationen einer Art nebeneinander auftreten können, ist eine allgemein bekannte und anerkannte Thatsache; als Beleg mögen die extremen Formen einer jetzt lebenden Schnecke, der *Paludina Margeriana* (Fig. 5), aus dem See von Tali-Fu im südlichen China dienen, welche mit der oben geschilderten Formenreihe der *Pal. Neumayri-Hoernesi* sehr nahe verwandt ist. Was die Bedeutung solcher Vorkommnisse betrifft, so ist in erster Linie zu bemerken, dass das Vorhandensein derartiger Varietäten an sich nicht das Mindeste gegen eine allmälige Veränderung im Sinne der Abstammungslehre beweist, ja Darwin selbst betrachtet das Vorkommen gleichzeitiger schwankender Abände-

rungen geradezu als die unerlässliche Vorbedingung für die Richtigkeit und Möglichkeit seiner Lehre.

Die Fehlerhaftigkeit des Schlusses, dass in den Formenreihen nichts von den gleichzeitigen Varietäten wesentlich Verschiedenes vorliege, geht in erster Linie daraus hervor, dass bei den grösseren Reihen, die durch eine längere Aufeinanderfolge von Schichten verfolgt werden können, der Abstand zwischen Anfangs- und Endglied viel bedeutender ist als der höchste Betrag gleichzeitiger Variabilität, der bei Thieren derselben Abtheilung auftritt. Um bei den schon besprochenen Paludinen Slavoniens zu bleiben, ist der Grad von Verschiedenheit, welcher zwischen den Individuen eines und desselben Horizontes selbst an verschiedenen Localitäten auftritt, sehr gering und verschwindend klein gegen den Abstand, welcher *Pal. Neumayri* von *Pal. Hoernesi* trennt; und selbst wenn wir das ausschweifendste Beispiel von Variabilität wählen, das bei Paludinen überhaupt bekannt ist, nämlich die oben abgebildete *Pal. Margeriana* von Tali-Fu, so ist doch der hier vorhandene Unterschied noch immer sehr viel geringer als bei der in Rede stehenden Formenreihe.[1])

Ein besonders ausgezeichnetes Beispiel in dieser Richtung liefern gewisse Ammoniten der Juraformation; die Ammoniten sind Mollusken aus der Classe der Kopffüssler oder Cephalopoden, welche, ähnlich wie der lebende *Nautilus,* eine spiral in einer Ebene aufgerollte, durch zahlreiche Querscheidewände in Kammern abgetheilte Schale tragen. Die Scheidewände dieser Kammern zeigen bei den meisten Formen einen sehr complicirten Bau, indem sie an den Rändern ausserordentlich zart gefaltet und verzweigt sind. In vielen Fällen findet man nun, dass die aufeinanderfolgenden Mutationen einer Formenreihe sich durch immer verwickelteren Bau der Scheidewände oder Septa unterscheiden. Bei der Ammonitengattung *Phylloceras* z. B. lässt sich diese Art der allmäligen Veränderung in der ausgezeichnetsten Weise verfolgen; auf der nachstehenden Zeichnung (Fig. 6) sind die charakteristischesten Theile dieser Scheidewände von einer Reihe dem Alter nach aufeinanderfolgender Mutationen dargestellt, welche immer weitergehende Zerschlitzung bei den geologisch jüngeren Formen in der klarsten Weise erkennen lassen. Eine ausführliche Besprechung derselben und der Bedeutung dieser Theile der Scheidewände hier einzufügen ist wohl überflüssig, da wir bei der Darstellung der Ammoniten in einem späteren Abschnitte diese Formen genügend kennen lernen werden; die Thatsache der Veränderung tritt auf den ersten Blick in der klarsten Weise hervor, und sie ist gerade hier von ausserordentlicher Bedeutung, weil es sich dabei um eine Formengruppe handelt, deren Angehörige ausserordentlich wenig variiren. Ich habe mich längere Zeit hindurch in der eingehendsten Weise mit den Phyllo-

---

[1]) Es ist auch zu berücksichtigen, dass die glatte Varietät von *Viv. Margeriana* offenbar eine Rückschlagsform ist.

ceraten beschäftigt und wohl mehr Material zu ihrer Beurtheilung unter den Händen gehabt als irgend ein anderer Paläontologe, und bin dabei zu der Ueberzeugung gekommen, dass es wenige Formengebiete geben dürfte, auf denen unter den gleichzeitig nebeneinander vorkommenden Individuen jeder

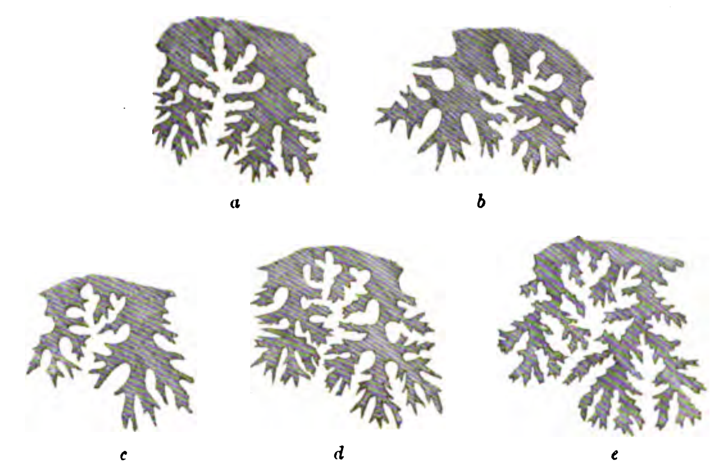


Fig. 6. Erster Lateralsattel verschiedener aufeinanderfolgender Mutationen (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*) aus der Formenreihe der *Phylloceras heterophyllum*.

einzelnen Art so wenig Verschiedenheit herrscht, und wenn solche sich überhaupt bemerkbar macht, so betrifft sie alle möglichen anderen Merkmale, nur nicht die Kammerscheidewände; natürlich ist auch in dieser Richtung nicht vollständige Uebereinstimmung vorhanden, aber die Unterschiede sind doch so geringfügig, dass schon scharfe Sinne und sehr grosse Uebung und Vertrautheit mit diesem Gegenstande erforderlich sind, um sie überhaupt gewahr zu werden. Trotzdem aber gerade dieses Merkmal unter den gleichzeitigen Exemplaren fast gar nicht abändert, wird es in den aufeinanderfolgenden geologischen Abschnitten in tiefgreifender Weise verändert.

Aus solchen durchaus nicht vereinzelten Beispielen, deren sich eine beträchtliche Zahl anführen liesse, geht hervor, dass das Auftreten von Varietäten etwas von der allmäligen Mutation wesentlich Verschiedenes ist, wenn auch die letztere aus der Anhäufung individueller Abänderungen hervorgegangen ist. An solchen Thatsachen wird auch nicht das Mindeste dadurch geändert, dass in manchen Fällen, in welchen nur ganz kurze Stücke von Formenreihen sehr variabler Typen vorliegen, es vorläufig noch nicht gelingt, den Unterschied zwischen Variation und Mutation klar nachzuweisen.

Noch andere Eigenthümlichkeiten stellen sich ein, welche die Mutationen als etwas von den Varietäten Verschiedenes bezeichnen; so in erster Linie, dass in der Regel eine bestimmte Mutationsrichtung in jeder Reihe vorhanden ist,

indem durch eine längere Aufeinanderfolge von Schichten hindurch immer dieselben Charaktere in demselben Sinne voneinander abweichen. Wenn man die beiden hier abgebildeten Reihen genauer betrachtet, so sieht man, dass dieselben von einem Gliede zum andern ohne wesentliche Schwankungen und Abwege in geradester Linie sich der Endform nähern; wenn man ein Thonmodell von *Pal. Neumayri* hätte und dasselbe auf die einfachste und kürzeste Weise in *Pal. Hoernesi* umformen wollte, man könnte es kaum anders machen, als die Natur vorgegangen ist. Ein anderer bisweilen beobachteter Fall von grosser Wichtigkeit ist der, dass die verschiedenen Glieder einer Reihe Variationen derselben Art zeigen; während also ein Theil die Merkmale gleichmässig nach einer Richtung im Laufe der Zeit mutirt, zeigen andere Charaktere regellose Abänderungen und jede Mutation entwickelt denselben Varietätenkreis. Der entscheidendste Beweis scheint mir jedoch zu sein, dass, so weit die Erfahrungen reichen, nicht ein einziger Fall bekannt ist, in welchem eine Formenreihe zu ihrem Stammtypus zurückkehrt; es kommen allerdings sogenannte rückläufige Reihen vor, in welchen ein Charakter, welcher vorher ausgebildet wurde, im Verlaufe der Zeit wieder verloren geht, aber niemals findet dabei eine genaue Rückkehr zum Ausgangspunkte statt, sondern es entsteht immer eine neue, noch nicht dagewesene Form von durchaus selbstständigen Merkmalen.

All' diese Thatsachen widerlegen den Einwand, dass die Mutationen nur eine specielle Form der Varietätenbildung und von dieser nicht wesentlich verschieden seien, in der vollständigsten Weise. Wer allerdings durch irgendwelche ausserhalb des Kreises streng wissenschaftlicher Betrachtung gelegene Beweggründe zu unüberwindlicher persönlicher Abneigung gegen die Annahme einer allmäligen Veränderung bestimmt wird und sich durch Beweise nicht überzeugen lassen will, der mag sich mit solchen Vorwänden beruhigen, aber wissenschaftliche Bedeutung wird man denselben nicht beimessen dürfen. Weit geringfügiger erscheinen einige andere Einwürfe; so ist z. B. angeführt worden, dass die Mutationen nur Abänderungen mit sich bringen, welche in physiologischer Beziehung unwichtig und für das Leben und seine Verrichtungen von geringer Bedeutung sind. Da jedoch, selbst die Richtigkeit dieser Behauptung vorausgesetzt, meines Wissens noch nie behauptet worden ist, dass Species sich in physiologisch wichtigen Charakteren unterscheiden müssen, und da thatsächlich genau das Gegentheil die Regel ist, so kann man dieser Auffassung keinerlei Berechtigung zugestehen.

Ein anderer Einwand besteht darin, dass in gewissen Gebieten selbst bei sehr reichlichem Material keine Formenreihen und Mutationen nachgewiesen wurden; dabei wird aber ausdrücklich die Existenz solcher für andere Fälle zugegeben. Wären diese Beobachtungen richtig, so würde sich daraus ergeben, dass für einige Gruppen der Organismenwelt die Entstehung neuer Formen durch allmälige Veränderung, für andere durch beständig sich wiederholende

Neuschaffung stattfinde, eine Behauptung, zu der sich wohl Niemand wird versteigen wollen; hier ist nur die Annahme offen, dass in jenen Fällen das Vorhandensein von Reihen, deren Nachweis ja durchaus keine einfache Aufgabe ist, bis jetzt übersehen worden ist. Allerdings muss es einen sehr bedeutenden Eindruck machen, wenn ein ausgezeichneter Gelehrter, der vielleicht den grössten Theil seines Lebens mit dem Studium der fossilen Reste einer bestimmten Thier- oder Pflanzengruppe zugebracht hat, erklärt, dass die Resultate seiner Forschungen bei unparteiischer Erwägung keinerlei Bestätigung der Abstammungslehre liefern, sondern im Gegentheile für die Unveränderlichkeit der Typen sprechen.[1]) Allein eine genaue Untersuchung zeigt dann ausnahmslos, dass diese Auffassung lediglich in einer Verkennung dessen beruht, was nach der Abstammungslehre überhaupt an unmittelbaren Beweisen von den Fossilresten erwartet werden kann. So erklärt z. B. ein ausgezeichneter Paläontologe, der sich durch nahezu 40 Jahre ziemlich ausschliesslich mit einer bestimmten Classe der wirbellosen Thiere beschäftigt hat, dass auf seinem Forschungsgebiete zwar in mehreren Fällen die Uebergänge von Art zu Art nachgewiesen werden können; da aber die grossen Hauptabtheilungen dieser Classe nicht durch Zwischenformen miteinander verbunden sind, und da einige Gattungen innerhalb derselben von der Silurzeit bis auf den heutigen Tag ohne wesentliche Veränderung geblieben sind, so findet er seine Ergebnisse im Widerspruche mit der Abstammungslehre, während nach der hier vertretenen Anschauung sie uns genau das zeigen, was vom Standpunkte des Darwinismus aus erwartet werden kann.

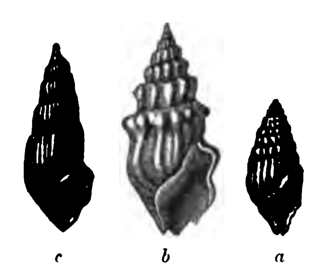


Fig. 7. Glieder divergirender Formenreihen der Gattung *Melanopsis* aus den Paludinenschichten Slavoniens. *a Melanopsis harpula*, die Stammform, von welcher einerseits *b Melanopsis clavigera*, andererseits *c Melanopsis slavonica* abstammen.

Allerdings ist noch immer die Ausflucht möglich, dass alle Glieder einer Formenreihe durch Uebergänge verbunden sind, also zu einer Species gehören; dieselbe mag ihre Charaktere noch so gründlich geändert haben, es bleibt doch dieselbe Species. Natürlich kann eine solche Behauptung nicht ernst genommen werden, jedenfalls ist eine dauernde Veränderung der Art mit der Zeit eingetreten, und demgegenüber gäbe eine solche Auffassung das Wesen der Species preis, um deren Namen zu retten, ein ziemlich harmloses Vergnügen, das übrigens der ebenfalls sicher nachgewiesenen Thatsache gegenüber illusorisch wird, dass die Formenreihen sich auch spalten und schliesslich zwei gleichzeitige Endglieder resultiren, die voneinander und von der Stammform total verschieden sind. Die beistehende Abbildung (Fig. 7) zeigt ein solches Beispiel bei Süsswasserschnecken der slavonischen Paludinen-

[1]) Geological Magazine, 1877, Bd. XIV, pag. 145, 199.

schichten; *Melanopsis harpula* ist die geologisch alte Stammform, *Mel. clavigera* und *slavonica* deren weit voneinander verschiedene Nachkommen, welche in denselben Ablagerungen und an denselben Orten ohne Spur eines Zwischengliedes zusammen vorkommen.

Unter diesen Umständen können wir die Veränderlichkeit der Arten in der Zeit als durch die geologisch-paläontologische Detailforschung streng bewiesen betrachten, und es wäre nur zu wünschen, dass diesen Thatsachen mehr und allgemeiner Rechenschaft getragen würde; dass dies noch nicht der Fall ist, dazu mag allerdings der Umstand beitragen, dass zum Nachweise der Reihen sehr viel Material und Mühe nöthig ist, so dass es für den Einzelnen schwer hält, sich von der Richtigkeit der Angaben selbstständig zu überzeugen. Ich habe mich durch etwa 10 Jahre vorwiegend mit dieser Frage beschäftigt und in dieser ganzen Zeit ein einziges Beispiel gefunden, in welchem die Herstellung von Reihen sehr leicht war, ja sich jedem Beschauer von selbst aufdrängen musste — und diese einzige Localität liegt leider nicht in Europa.

Im Jahre 1874 besuchte ich die Insel Kos an der kleinasiatischen Küste, von der durch ältere Arbeiten von Forbes und Spratt bekannt war, dass sie in ihren jungtertiären Ablagerungen verschiedene einander nahestehende Abänderungen von Paludinen in übereinander folgenden Schichten beherbergt;[1]) in Folge einer etwas ungenauen Angabe meiner Vorgänger konnte ich die betreffende Fundstelle lange nicht entdecken; durch neun Tage hatte ich den grössten Theil der Insel durchstreift und eine geologische Karte derselben aufgenommen, ich hatte viel wissenschaftlich Interessantes gesehen und von den mit immergrünem Walde bewachsenen Bergen die herrlichste Aussicht über Meer und Inseln genossen. Nur mein hauptsächlichstes Ziel, die mutirenden Paludinen, hatte ich nicht erreicht; endlich am letzten Tage vor meiner unaufschiebbaren Abreise besuchte ich das äusserste Ostende der Insel, wohin ich bis dahin nicht gekommen war; ich stieg in einem kleinen Graben, der zwischen der Stadt Kos und dem Cap Luro vom Gehänge herabzieht, nach aufwärts und sah hier endlich vor mir, was ich so lange vergeblich gesucht hatte. Es war in der That ein im höchsten Grade interessanter Anblick, und ich stehe nicht an, das Profil, welches dieser kleine Einschnitt zeigt, zu den lehrreichsten und merkwürdigsten geologischen Erscheinungen zu rechnen, welche überhaupt existiren; in einem lichtgrauen Kalkmergel eingebettet liegen in Menge die schneeweissen Schalen der Paludinen, zu unterst eine ganz glatte ovale Form, die allmälig kegelförmige Gestalt annimmt, dann eine Einsenkung auf den Flanken der Windungen erhält, zu deren beiden Seiten dann kräftig vorspringende Kiele auftreten. Dabei liegen die Exemplare so gleichmässig vertheilt in dem Gestein, dass es genügt, die Augen zu Boden gerichtet den Abhang hinaufzusteigen, um die ganze

---

[1]) Travels in Lycia, vol. II, pag. 199.

Formenreihe sich in der klarsten und vollständigsten Weise entwickeln zu sehen. Nach meiner festen Ueberzeugung würde es genügen, unterwegs in etwa 10 Centimeter senkrechtem Abstande voneinander auf gut Glück je ein gut erhaltenes Exemplar aus dem Boden herauszunehmen, um die ganze Formenreihe zusammenzustellen. Selbst der skeptischeste Zweifler an dem wirklichen Vorkommen von mutirenden Typen würde diesen Punkt bekehrt verlassen.[1])

Allein nicht nur in dieser einen Beziehung ist ein solches Vorkommen von Wichtigkeit, es besitzen diese und ähnliche Fälle auch grosse Bedeutung für die Entscheidung einer sehr weittragenden Frage, welche schon vielfach besprochen worden ist; eine Anzahl von Naturforschern ist zwar durch die wunderbare Verkettung, die sich auf allen Gebieten der organischen Welt zeigt, zu der Ueberzeugung gebracht worden, dass ein Abstammungsverhältniss zwischen den einzelnen Formen der aufeinander folgenden Perioden existire, aber sie scheuen vor der Annahme zurück, dass die Arten ganz allmälig, lediglich durch Anhäufung individueller Abweichungen umgewandelt worden seien, sie verwerfen daher diese Anschauung, die eigentliche »Transmutationstheorie«, und neigen sich statt dessen der Auffassung zu, dass die Umgestaltung von einer Art zur anderen sich plötzlich auf einen Schlag vollzogen habe, dass eine einmalige »Umprägung« stattgefunden habe.

Es ist z. B. sicher, dass fast alle die Belege, welche für die Abänderung aus der geographischen Verbreitung der Thiere und Pflanzen abgeleitet werden, sich mit der einen Ansicht so gut wie mit der anderen vertragen, während allerdings die Züchtungsversuche gegen eine sprungweise Umformung sprechen; unter den Formenreihen, welche die Paläontologie nachweist, sind viele, bei welchen nicht alle Uebergänge zwischen den einzelnen Gliedern vorhanden sind, sondern bei welchen die einzelnen Mutationen einander zwar so nahe stehen, dass man sie nicht als Species im Sinne der älteren Systematik voneinander trennen dürfte, aber sie sind doch nicht durch vollständige Uebergänge miteinander verbunden. Solche intermittirende Reihen lassen sich mit der Theorie der Umprägung gut in Uebereinstimmung bringen, allein ihnen stehen die verschiedenen vollständigen Formenreihen gegenüber, und unter ihnen ist diejenige der Paludinen von Kos eine der merkwürdigsten, weil bei ihr alle einzelnen Abstufungen anscheinend in gleicher Häufigkeit und Menge vorkommen, während sonst in der Regel die Zwischenglieder zwischen den einzelnen Mutationen sehr viel seltener zu sein pflegen als die typischen Repräsentanten.[2])

---

[1]) Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. XL, S. 354.

[2]) In neuester Zeit ist Eimer wieder auf die Möglichkeit einer plötzlichen, sprungweisen Veränderung der Arten zurückgekommen. (E. Eimer, Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften. Jena 1887. S. 49 ff.) Er betrachtet es als

Wenn nun auch das Auftreten von vollständigen Reihen die Annahme einer sprungweisen Abänderung ausschliesst, so ist doch die fast als allgemeine Regel geltende Seltenheit der Uebergangsformen eine Thatsache, welche eine Erklärung fordert; allerdings kommt ein Theil dieser Erscheinung auf Rechnung der eigenthümlichen Vertheilung der Versteinerungen und kann auf den Umstand zurückgeführt werden, dass sehr oft in einzelnen bestimmten Bänken die Versteinerungen häufiger oder besser erhalten oder leichter zugänglich und gewinnbar sind; doch genügt dies nicht zu einer vollständigen Erklärung, namentlich deswegen, weil die erwähnten Erscheinungen sich auch dann ergeben, wenn man Material von vielen, weit voneinander entfernten Punkten untersucht. Wir sehen uns daher zu der Annahme gezwungen, dass wenigstens in der Regel in der Entwicklung der Reihen kürzere Perioden rascherer Veränderung mit längeren Zeiträumen relativer Constanz abwechseln, wie dies schon von Darwin selbst und von sehr vielen seiner Anhänger ausgesprochen wurde; dass aber auch dies kein ganz ausnahmsloses Gesetz ist, und dass unter bestimmten, allerdings noch ganz unbekannten Bedingungen eine Form in länger dauernder, gleichmässiger Umgestaltung verharren kann, beweist uns eben das geschilderte Vorkommen auf Kos.

Mit dem sicheren Beweise für die allmälige Abänderung der Arten ist der erste grosse Schritt gethan, die Fundamentalthatsache auf dem Gebiete der Abstammungslehre ist festgestellt; aber wenn auch ein sehr grosser, ist damit doch nur der erste Schritt gethan, und es knüpft sich unmittelbar eine Reihe theils mehr, theils weniger wichtiger Fragen an; die nächstliegende, wenn auch vielleicht die untergeordnetste unter ihnen ist die, wie man sich unter diesen Umständen der Species, diesem Grundbegriffe der bisherigen Systematik, gegenüber verhalten soll, ob und unter welchen Vorbehalten derselbe festgehalten werden kann, wie er sich zu den Formenreihen und Mutationen verhält.

Die paläontologische Systematik.

Wir haben gesehen, dass sich die Eintheilung in Species für die grosse Mehrzahl der jetzt lebenden Typen immerhin gut festhalten lässt, und dass

möglich, dass, indem eine Aenderung einer Eigenschaft eine andere und vielleicht mehrere andere correlativ im Gefolge hat, plötzlich eine neue Form entsteht. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschliessen; wenn auch mit einer ersten Eigenschaft correlativ andere abändern, so beginnen doch alle diese neuen Eigenthümlichkeiten gleichzeitig nur in ersten schwächsten Spuren von der ursprünglichen Form abzuweichen, und es bedarf hier ebensogut der Anhäufung durch lange Zeit, um grössere Verschiedenheit und das Entstehen einer neuen Art hervorzurufen. Auch die Beweiskraft des einzigen bekannten Beispieles für sprungweise Umänderung, den Fall des Axolotl, kann ich nicht anerkennen, sondern halte die Auffassung Weismann's in dieser Beziehung für durchaus richtig.

nur bei einer Minderzahl, vermuthlich bei solchen Gruppen, die eben in intensiver Neubildung von Formen begriffen sind, bedeutende Schwierigkeiten vorkommen. Bei Behandlung der jetzt lebenden Fauna, ohne Rücksicht auf ihre geologisch älteren Vorfahren, wird man also ganz zweckmässig an der Speciesgliederung festhalten können.

Ganz anders gestaltet sich aber die Sache, sobald man die Organismen der aufeinander folgenden Zeiträume, die Gesammtheit der Entwicklung von den frühesten Tagen bis zur Jetztzeit im Zusammenhange ins Auge fasst; hier könnte man nur dann nach denselben Grundsätzen wie in der Jetztwelt Species unterscheiden, wenn deren Unveränderlichkeit erwiesen wäre und die ganze Geschichte der Erde in lauter scharfe, durch grosse Umwälzungen voneinander getrennte Abschnitte zerfiele. Auf eine zusammenhängende Entwicklung dagegen, wie wir sie vor uns haben, den nur aus der Betrachtung eines Augenblickes, der Jetztzeit, abgeleiteten Begriff der Species zu übertragen, anzunehmen, dass zwischen den aufeinander folgenden Formen verschiedener Abschnitte kein anderes Verhältniss herrsche als unter den gleichzeitigen Geschöpfen der Jetztzeit, ist reine Willkür, für welche jede wissenschaftliche Berechtigung fehlt; Species in der Paläontologie lediglich nach dem Vorhandensein oder Fehlen von Uebergängen zu unterscheiden, ist nicht mehr als ein Spiel, dessen Ergebniss genau eben so viel Werth haben mag, als wenn man aus einer grossen Kiste, welche alle Uebergänge zwischen zwei sehr weit voneinander abstehenden Fossilien enthält, ein Paar Hände voll Exemplaren herausgreifen und nach diesem Material Species unterscheiden wollte. Leider ist diese Ueberzeugung noch nicht allgemein zum Durchbruch gekommen, und man hört und liest seltsamerweise noch oft genug ausgedehnte Auseinandersetzungen über die Frage, ob zwei der Zeit nach aufeinander folgende Formen als gute Arten oder nur als Varietäten ein und derselben Art zu betrachten seien.

In der paläontologischen Systematik ist die erste Aufgabe, zunächst die einzelnen Formen eingehend zu beschreiben und so scharf als möglich zu sondern, ohne irgend welche theoretische Rücksicht und Voreingenommenheit; selbst unbedeutende Abweichungen müssen vorläufig festgehalten werden, und auf diese Weise wird das Rohmaterial für die Beurtheilung der wichtigen vorliegenden Fragen geschaffen; wo dasselbe reichlich genug vorhanden ist und genaue geologische Angaben über Aufeinanderfolge oder Nebeneinandervorkommen der einzelnen Typen vorliegen, wird es dann möglich sein, Formenreihen mit ihren Mutationen nachzuweisen und daneben gleichzeitige Varietäten der einzelnen Mutationen zu unterscheiden; wo dies nicht möglich ist, ist es am besten, die miteinander durch Uebergänge verbundenen Formen unter einem Gesammtnamen zusammenzufassen und die einzelnen Typen durch besondere Namen auszuzeichnen, so dass dann jede derselben nicht wie in der Linné'schen Nomenclatur durch zwei, sondern durch drei Worte bezeichnet wird; allein

man muss sich stets gegenwärtig halten, dass keine dieser Kategorien mit dem Speciesbegriff, wie er lediglich aus der Beobachtung der Jetztzeit abgeleitet ist, irgend etwas gemein hat. Nimmt man allerdings eine beliebige Mutation aus einer Formenreihe heraus und betrachtet sie ohne Rücksicht auf die übrigen Glieder der Reihe lediglich in ihren Beziehungen zu den gleichzeitig lebenden Organismen, so spielt sie diesen gegenüber die Rolle einer guten Art; sowie man aber die Gesammtheit der Entwicklung ins Auge fasst, ist nichts vorhanden, was dem Speciesbegriff entspräche; dieser ist, sobald man mit einigermassen vollständigem Material zu thun hat, in der Paläontologie unfindbar und unanwendbar und muss aus ihrem Bereiche verschwinden.

Es ist eine schon viel besprochene Frage, welchen Einfluss das Auftreten der Darwin'schen Lehre auf die Entwicklung der Systematik wird haben müssen; manche begeisterte Anhänger der Abstammungslehre sprechen bei jeder Gelegenheit so geringschätzig als irgend möglich von diesem Forschungszweige und stellen alle Arbeiten auf diesem Gebiete als geistlose und ziemlich überflüssige Spielerei dar; zu einem solchen Urtheil mag die eigene Unbekanntschaft mit dem Gegenstande und der Unwille darüber, dass sich gerade unter den Systematikern eine grosse Anzahl von Gegnern der neuen Ansichten befindet, in gleichem Maasse mitwirken wie die durchaus berechtigte Missbilligung und Verwerfung der vielfachen Auswüchse und der oft unrichtigen Behandlung des Gegenstandes. Soviel ist sicher, dass die Zeit vorbei ist, in welcher es als ein grosses Verdienst und eine wissenschaftliche That gelten konnte, einige Dutzende neuer Arten benannt und mit lateinischen Diagnosen veröffentlicht zu haben, ohne dabei zum Verständniss der Formen das Geringste beizutragen, die Zeit, in welcher grosser Scharfsinn auf endlose Discussionen verwendet wurde, ob dies oder jenes Vorkommen eine gute oder schlechte Art, eine Unterart oder Varietät sei, oder ob dieser oder jener Name nach den Regeln der Priorität Giltigkeit habe. Das berechtigt aber nicht im Mindesten, die Beschreibung der Formen zu vernachlässigen, »weil ja doch Alles ineinander übergeht«; im Gegentheil scheint mir, dass gerade jetzt ein genaues Studium auch der äusseren Gestalt, selbst ihrer leichtesten Abänderungen, im Zusammenhang mit den äusseren Umständen, unter welchen diese auftreten, mit der geographischen Verbreitung und ähnlichen Verhältnissen, von grosser Wichtigkeit ist, und dass namentlich auf paläontologischem Gebiete, wo der Nachweis und die genaue Untersuchung der Formenreihen obliegt, dies mehr als irgend anderswo der Fall ist; ich bin überzeugt, dass gerade die Abstammungslehre einen neuen Aufschwung der Systematik allerdings mit einer von der früheren etwas verschiedenen Methode mit sich bringen wird, und dass man auf diesem Wege den klarsten Einblick in den Mechanismus der Artenbildung erhalten wird.

Betrag der Veränderung.

Wir haben gesehen, dass von einer Beständigkeit der Art nicht die Rede sein kann, und es drängt sich uns nun die weitere Frage auf, bis zu welchem Betrage überhaupt Veränderungen angenommen werden dürfen und müssen.

Indem wir dieses Gebiet betreten, finden wir keine so unmittelbaren Beweise mehr, wie sie im engen Bereiche der Artenbildung die paläontologischen Formenreihen und die Züchtungsversuche geliefert haben; die Paläontologie, welche zunächst hiezu berufen wäre, kann und wird nie vollständige Uebergangsreihen zwischen sehr weit von einander verschiedenen Geschöpfen, oder gar zwischen einem einzelligen Protisten und etwa einem Säugethiere liefern, wie das in der Natur der Sache begründet ist. Wir sind demnach auf Analogieschlüsse und Wahrscheinlichkeitsbeweise angewiesen, die allerdings auf den verschiedensten Gebieten in einer geradezu erdrückenden Menge vorliegen.

Es ist gar nicht möglich, hier auch nur in einiger Vollständigkeit all' die zahlreichen Belege vorzuführen, welche die verschiedensten Wissenszweige geliefert haben; wir müssen uns auf die Besprechung einiger der wichtigsten Punkte und namentlich derjenigen Erfahrungen beschränken, welche das Gebiet der Geologie und Paläontologie ergibt.

Schon der erste Blick, den wir auf die Zusammensetzung der untergegangenen Faunen werfen, zeigt uns eine ausserordentlich wichtige Thatsache, welche mit grosser Entschiedenheit dafür spricht, dass die aufeinander folgenden Organismen in einem Abstammungsverhältnisse stehen; wenn wir von der Jetztzeit in immer ältere Bildungen zurückgehen, so finden wir, dass mit dem zeitlichen Abstande auch die Verschiedenheit der Geschöpfe wächst, oder umgekehrt, dass alle Ablagerungen von den ältesten bis zu den jüngsten stete Annäherung an die Lebewelt der heutigen Tage zeigen; überhaupt sind die Formen zweier Abschnitte, abgesehen von den Wirkungen localer Verhältnisse, einander um so ähnlicher, je näher sie einander zeitlich gelegen sind.

In den ältesten Ablagerungen umgibt uns eine durchaus fremde Bevölkerung; ganze Classen und Ordnungen, welche heute ausgestorben sind, spielen eine sehr bedeutende Rolle, so die Tetrakorallier, Graptolithen, Cystideen, Blastoideen, Trilobiten, Hymenocariden, Eurypteriden u. s. w.; viele von denjenigen, welche jetzt von grosser Bedeutung sind, fehlen noch, so vor Allem die Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere; nur sehr wenige Gattungen, welche namentlich unter den Weichthieren zu finden sind, und nicht eine Art von damals kommen noch jetzt lebend vor. Je weiter wir dann vorrücken, um so mehr verschwinden jene fremdartigen Elemente und stellen sich mehr und mehr solche Typen ein, wie sie uns heute umgeben, bis die Mehrzahl der Gattungen mit den heutigen übereinstimmt, endlich stellen sich zuerst vereinzelt,

dann in immer grösserer Zahl auch Arten ein, die von jenen unserer Umgebung entweder gar nicht zu unterscheiden sind oder nur wenig abweichende Mutationen derselben Reihen darstellen, bis wir endlich in eine Zeit gelangen, die der unseren unmittelbar vorausgeht und von derselben sich kaum irgend mehr unterscheidet.[1])

Diese Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit der Entwicklung und schrittweisen Annäherung an die Jetztwelt ist unverständlich und unerklärlich, wenn man sich auf den Standpunkt der selbstständigen Schöpfungen stellt, sie ist dagegen in bester Uebereinstimmung mit der Annahme der allmäligen Veränderung und Abstammung; wenn aber durch diese Erscheinung ein genetischer Zusammenhang zwischen den Geschöpfen uralter Tage und den jetzt lebenden wahrscheinlich wird, so liegt in derselben doch kein Hinweis auf die gemeinsame Abstammung unserer ganzen Organismenwelt, da schon in den frühesten Ablagerungen eine grosse Mannigfaltigkeit verschiedener Formen herrscht und schon in den cambrischen Bildungen alle grossen Haupttypen des Thierreiches mit Ausnahme der Wirbelthiere vorhanden sind; und da auch innerhalb dieser Typen schon viele der jetzt lebenden Classen, Ordnungen, ja selbst einzelne Gattungen vorhanden sind, die noch heute vorkommen, und da viele der Formen schon stark specialisirt sind, so werden wir auf diesem Wege nicht sehr weit geführt.

Wie in den grossen Erscheinungen der Gruppirung der Gesammtheit der Thierformen zu der Aufeinanderfolge der Faunen, so finden wir auch reiche Bestätigung der Abstammungslehre, wenn wir uns den einzelnen Abtheilungen der Organismenwelt zuwenden; wir haben schon früher jene kurzen, aber sehr vollständigen Formenreihen kennen gelernt, welche den unmittelbaren Beweis für die allmälige Veränderung lieferten; in ganz ähnlicher Weise finden wir weit ausgedehntere Reihen, deren einzelne Glieder allerdings nicht mehr vollständig ineinander übergehen, aber doch vom ältesten bis zum jüngsten stets nach derselben Richtung voneinander abweichen; nachdem das thatsächliche Stattfinden einer allmäligen Umbildung einmal bewiesen ist, zeigen uns diese intermittirenden Reihen die Wege an, längs denen die Geschöpfe der Vorzeit sich zu ihren heutigen Nachfolgern umgebildet haben.

Unter den zahlreichen Entwicklungslinien, welche auf diese Weise verfolgt werden können, nehmen jedenfalls diejenigen das meiste Interesse in Anspruch, welche bei den Säugethieren beobachtet werden können, und namentlich unter den elephantenähnlichen Formen, ferner bei Hufthieren und Raubthieren sehr deutlich hervortreten; auch in den anderen Gebieten lassen sich zahlreiche Beispiele anführen, und die wichtigsten derselben werden noch später eingehend besprochen werden. Unter den niederen Thieren sind es namentlich Seeigel und

[1]) Abgesehen natürlich von der Ausrottung zahlreicher Formen durch den Menschen.

Ammoniten, bei welchen die meisten und deutlichsten Ergebnisse dieser Art vorliegen.

Es würde zu weit führen, hier auf all' diese Fälle einzugehen, und ich beschränke mich darauf, nur einen derselben kurz zu besprechen, um eine scheinbare Schwierigkeit eigenthümlicher Art hervorzuheben, welche sich bei derartigen Untersuchungen einstellt. Die Entwicklung des Pferdestammes hat schon seit langer Zeit die Paläontologen beschäftigt; bei normaler Ausbildung haben alle höheren Wirbelthiere[1]) sowohl an den vorderen als an den hinteren Füssen fünf Finger, und wo eine geringere Zahl vorhanden ist, lässt sich diese stets als eine später eingetretene Reduction der ursprünglichen Fünfzahl erklären. Unter allen ist nun diese Verminderung der Skelettheile des Fusses bei den Pferden am Weitesten gediehen, indem hier bekanntlich an jedem Fusse nur mehr eine, die dritte Zehe, functionirt und kräftig ausgebildet ist, während von zwei weiteren, von der zweiten und vierten Zehe, nur mehr schwache Ueberbleibsel vorhanden sind. Schon vor einer längeren Reihe von Jahren ist es nun gelungen, in den Ablagerungen der Tertiärformation eine Anzahl von Thieren zu finden, bei welchen die allmälige Reduction der zweiten und vierten Zehe und das Hervortreten der dritten Zehe sich schrittweise verfolgen lässt; bei diesen Formen, welche unter dem Namen *Palaeotherium medium, Anchitherium Aurelianense* und *Hippotherium gracile* (Fig. 8) beschrieben worden sind, sehen wir im ersten Stadium ein Thier mit plumpem, tapirähnlichen Fusse, dessen drei Zehen fast gleich stark sind, gleichmässig beim Gange auf den Boden auftreten und die Last des Körpers tragen; dann werden die seitlichen Zehen kleiner, die mittlere grösser und stärker und bildet sich zum alleinigen Pfeiler des Fusses aus; dann berühren die Seitenzehen, wenn auch in all' ihren Theilen noch vorhanden, den Boden nicht mehr, und beim Pferde endlich sind sie bis auf geringe Reste verloren gegangen.

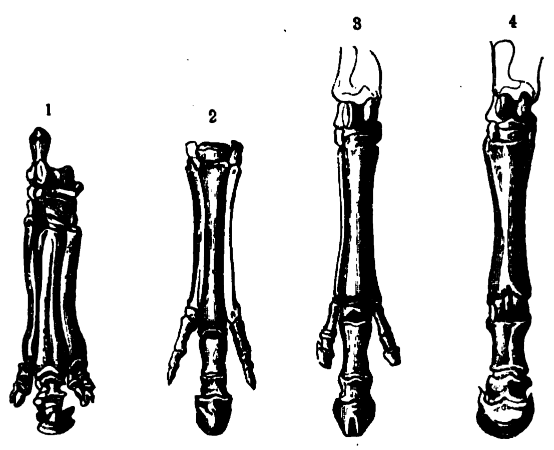


Fig. 8. Füsse von: 1. *Palaeotherium medium*, 2. *Anchitherium Aurelianense*, 3. *Hippotherium gracile*, 4. *Equus caballus* (Pferd).

Ausser den Veränderungen im Baue der Zehen gehen noch andere, namentlich im Unterschenkel, im Gebiss, in der Schädelform vor sich, die wir hier

[1]) Mit Ausnahme von *Ichtyosaurus*.

nicht weiter verfolgen können. In neuerer Zeit ist es nun dem amerikanischen Paläontologen **Marsh** gelungen, unter den ungeheuren Mengen fossiler Säugethierknochen, welche die westlichen Territorien der Vereinigten Staaten geliefert haben, ebenfalls die Ahnenreihe des Pferdes aufzufinden, und er konnte dieselbe sogar weiter zurückverfolgen, als dies bei uns geschehen war, bis zu einem dem ältesten Tertiär angehörigen Thiere, welches an allen Füssen fünf Zehen besitzt. Besonders auffallend ist dabei jedoch der Umstand, dass die Vorfahren des Pferdes in Amerika nicht dieselben zu sein scheinen wie in Europa; diese Erscheinung muss natürlich auf den ersten Blick sehr befremden, ja man hat sogar daran den seltsamen Schluss knüpfen wollen, dass unter Umständen zwei in der Vorzeit ganz voneinander verschiedene Lebewesen abändernde Nachkommen liefern können, die sich immer ähnlicher werden, so dass zwei Stammlinien endlich ganz ineinander aufgehen und verschwimmen, sich miteinander vereinigen, eine Auffassung, die allerdings wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat und auf einer Verkennung der Bedeutung solcher Stammbäume beruht. Wenn wir solche intermittirende Formenreihen verfolgen, deren einzelne Glieder ziemlich weit voneinander abweichen, so sind die vorhandenen Anhaltspunkte fast nie ausreichend, um mit Sicherheit behaupten zu können, dass gerade die uns vorliegende geologisch alte Art die Stammart der jüngeren sei; zu diesem Grade von Bestimmtheit reichen die thatsächlichen Anhaltspunkte in solchen Fällen nicht aus, wir können stets nur so viel mit Sicherheit vertreten, dass die ältere Art oder eine andere mit ihr gleichzeitige und in allen wichtigeren Beziehungen nahe verwandte Form der Stammvater sei. So ist es von vorneherein wahrscheinlich, dass zugleich mit dem *Anchitherium Aurelianense* oder dem *Palaeotherium medium* verschiedene andere ihnen verwandte dreizehige Thiere gelebt haben, und selbst wenn uns diese alle vorlägen, könnten wir vielleicht kaum entscheiden, von welchem derselben das Pferd abstammt, wenn wir auch sicher behaupten können, dass der Vorfahre des Pferdes in der Miocänzeit mit *Anchitherium,* in der älteren Oligocänzeit mit *Palaeotherium medium* nahe verwandt gewesen sein müsse.

Ein ersonnenes Beispiel mag dies erläutern. Nehmen wir an, dass in der Zukunft der Pferdestamm sich noch weiter nach derselben Richtung entwickeln soll, so wird etwa in einer oder einigen Millionen Jahren ein Thier leben, welches die unbedeutenden Reste der seitlichen Zehen, welche unser jetziges Pferd noch trägt, verloren und auch im Gebisse sich erheblich verändert haben wird. Die Zukunftspaläontologen jener weit entlegenen Zeit würden den Stammbaum ihres Zukunftspferdes zu entziffern suchen und zu dem Ergebnisse gelangen, dass der nächste Vorfahre ein Thier von dem Charakter unseres jetzt lebenden Pferdes gewesen sei, aber es würde ihnen vermuthlich nicht gelingen, mit Sicherheit zu ermitteln, welches Glied der Pferdefamilie, ob Pferd, Esel, Zebra, Quagga u. s. w. hier in Betracht kommt.

Dieselben Verhältnisse zeigen auch das Unberechtigte eines Einwurfes, der gegen die Richtigkeit und Beweiskraft solcher Reihen aus dem Grunde erhoben wird, weil in einigen Fällen die Stammform gleichzeitig oder sogar in jüngeren Schichten vorkommen soll als ihre Nachkommen; es findet sich nicht selten der Fall, dass von zwei nahe miteinander verwandten oder selbst von ein und derselben Form ausgehenden Reihen die eine sehr langsam abändert und durch bedeutende Zeiträume keine irgend wesentliche Umgestaltung erfährt, während die andere einer sehr raschen und intensiven Entwicklung unterliegt; es werden dann selbst geologisch junge Glieder der ersteren stabilen Reihe der gemeinsamen Stammform noch sehr nahe stehen und den Schein erwecken, als ob wirklich der Stammvater später auftrete als sein Enkel. Ein jetzt lebender Vertreter einer fast in ihrer Entwicklung stehen gebliebenen Reihe ist das *Hippopotamus*, während Schwein und Peccari Glieder einer verwandten, in rascherer Umbildung begriffenen Reihe darstellen, so dass seiner morphologischen Entwicklung nach das *Hippopotamus* ihr Vorfahre sein könnte.

Von sehr grosser Bedeutung sind ferner jene ausgestorbenen Formen, welche sich zwischen zwei in der Jetztzeit oder überhaupt in späteren Ablagerungen vollständig voneinander verschiedene Gruppen stellen und eine Verbindung zwischen denselben bilden. Wohl keines dieser Vorkommnisse hat grösseres Aufsehen erregt als der berühmte *Archaeopteryx*, der fossile Vogel aus den Juraschichten von Solenhofen, dessen Schnabel echte, in Zahnhöhlen eingekeilte Zähne enthält, dessen Schweif eine lange Reihe gestreckter knöcherner Wirbel trägt und an dessen Flügeln sich noch freie, mit Krallen versehene Finger befinden; dazu kommt das Vorhandensein von Bauchrippen, die Anordnung der Zehenglieder oder Phalangen, welche ganz wie bei Reptilien ist, so dass in dem Baue viele wichtige Reptilmerkmale hervortreten und eine Abstammung der Vögel von den Reptilien unzweifelhaft wird.[1])

Wir kennen eine Anzahl solcher vorweltlicher Bindeglieder zwischen heute vollständig voneinander verschiedenen Ordnungen, ja in manchen Fällen zwischen verschiedenen Classen,[2]) und sie sind als Marksteine des Weges, welchen die Entwicklung des organischen Lebens genommen hat, von grösster Bedeutung. Wir dürfen dabei aber nicht verkennen, dass die Zahl dieser Bindeglieder, die wir kennen, eine verhältnissmässig nicht grosse ist; die Mehrzahl der Classen wird in keiner Weise durch solche Mittelformen an andere geknüpft, und zwischen den grossen Haupttypen des Thierreiches fehlt uns auf paläontologischem Gebiete jede Spur einer derartigen Verbindung. Es drängt sich natür-

---

[1]) Vergl. Dames, Ueber *Archaeopteryx*. Paläontologische Abhandlungen, herausgegeben von Dames und Kayser, 1884, Bd. II.

[2]) Zwischen Reptilien und Vögeln, Amphibien und Reptilien, Cystideen und Seeigeln, Cystideen und Seesternen, Cystideen und Crinoiden, Cystideen und Blastoideen.

lich die Frage auf, ob sich dieser Mangel naturgemäss in einer mit der Darwinschen Theorie übereinstimmenden Weise erklären lässt, oder ob aus demselben ein Einwurf gegen diese Lehre abgeleitet werden kann.

In vielen Fällen ergibt eine einfache Betrachtung, dass diese Zwischenformen überhaupt, auch wenn sie existirt haben, gar nicht erhalten werden konnten. Stellen wir uns z. B. ein Geschöpf vor, das den Typus der Wirbelthiere mit niedrigeren Organismen verknüpfen sollte; es müsste dieses natürlich noch tiefer stehen als die einfachst organisirten Fische. Da diese jedoch, wie der kleine Lanzettfisch (*Amphioxus*) zeigt, gar keine Harttheile haben, so ist es selbstverständlich, dass weder von ihnen noch von etwaigen Uebergängen zu anderen Formen irgendwelche Spuren vorkommen können.

Ebenso verhält es sich, um noch einen zweiten Fall unter vielen herauszugreifen, mit etwaigen Zwischengliedern zwischen Fischen und Amphibien; wenn wir uns im Geiste die Form vergegenwärtigen, welche diese gehabt haben müssen, so finden wir, dass sie ein gar nicht oder nur höchst unvollkommen verknöchertes Skelet besassen, so dass höchstens Zähne derselben überliefert werden konnten, aus denen sich natürlich die Bedeutung solcher Reste nicht erkennen lässt.

In anderen Fällen können wir das Fehlen der Bindeglieder mit der ausserordentlichen Seltenheit von Repräsentanten der ganzen betreffenden Abtheilung erklären; es gilt das z. B. von den Vorfahren der Säugethiere, von den meisten Insectenclassen u. s. w. Hier kann ein glücklicher Zufall heute oder morgen das Vermisste liefern und die Lücke ausfüllen, wie der Fund des *Archaeopteryx* die Reptilien mit den Vögeln verknüpft hat; jedenfalls aber bietet hier die Lückenhaftigkeit der Ueberlieferung einen hinreichenden Grund für das Fehlen.

Zu diesen gesellt sich aber noch ein anderer sehr wichtiger Factor, der Umstand, dass wir sehr häufig Uebergangsformen zwischen verschiedenen Gruppen, auch wenn sie erhalten sind, überhaupt nicht als solche zu erkennen und zu deuten vermögen. Vor Allem ist das bei der so überaus mannigfaltigen Abtheilung der krebsartigen Thiere, bei den Crustaceen, der Fall; hier ist weitaus das wichtigste Merkmal der einzelnen Ordnungen in der Zahl und Form der Füsse gegeben, die sich jedoch bei der grossen Mehrzahl dieser Thiere ihrer weichen Beschaffenheit wegen nicht erhalten. Die Folge davon ist, dass verschiedene merkwürdige Fossilien vorliegen, von denen es aus einer Reihe von Gründen ziemlich wahrscheinlich ist, dass sie eine Mittelstellung zwischen heute sehr voneinander verschiedenen Gruppen einnehmen, dass wir aber aus Unkenntniss der Füsse keine Gewissheit darüber erlangen können.

In sehr hohem Maasse machen sich ähnliche Verhältnisse bei den niedriger organisirten Thieren geltend; wir kennen eine ganze Reihe interessanter, aber räthselhafter Formen aus sehr alten Ablagerungen, deren Harttheile recht gut bekannt sind, welche nach der Beschaffenheit dieser sehr wohl die noch

vermissten Stammformen der Korallen, der Echinodermen u. s. w. darstellen könnten; aber bei dem Umstande, dass bei diesen Formen, welche von den jetzt lebenden weit abweichen, die Harttheile allein kein sicheres Urtheil über die Organisation gestatten und ähnliche Skeletformen bei sehr verschiedenen Typen auftreten können, werden wir vielleicht nie erfahren, ob solche uralte Typen, wie *Archaeocyathus, Lobulites* u. s. w., die gesuchten Stamm- und Uebergangstypen darstellen oder nicht.

Die ältesten Faunen und das Eozoon.

Für sehr viele Fälle geben die hier angeführten Gründe eine hinreichende Erklärung für das Fehlen sicherer Daten über die Abstammung grosser Gruppen, aber wir dürfen uns nicht verhehlen, dass dies durchaus nicht allgemein gilt. Vor Allem ist dies bei den ältesten uns bekannten Versteinerungen der Fall, welche in der cambrischen Formation auftreten. Wohl fehlen noch die Wirbelthiere, welche den höchststehenden Typus darstellen, aber sonst finden wir schon zahlreiche, theilweise hoch organisirte Formen aus den verschiedensten Abtheilungen des Thierreiches, Coelenteraten, Echinodermen, vermuthlich Würmer und Protozoen, ferner Brachiopoden, einzelne Mollusken und vor Allem eine grosse Menge von Krebsthieren, namentlich aus der ausgestorbenen Gruppe der Trilobiten. Die Zahl der Gattungen und Arten ist zwar im Verhältnisse zu den Faunen späterer Formationen noch eine sehr geringe, aber es ist aller Grund zu der Annahme vorhanden, dass diese Armuth nur darauf beruht, dass wir aus der cambrischen Zeit fast nur Ablagerungen aus sehr tiefem Wasser mit reichlichen Fossilien kennen, während uns die aller Wahrscheinlichkeit nach auch damals vorhandene, weit mannigfaltigere Thierwelt aus seichteren Meerestheilen zur Zeit noch unbekannt ist. Es weist darauf der fast vollständige Mangel an kalkschaligen Thieren und die Häufigkeit blinder Krebse hin, wodurch eine auffallende Aehnlichkeit mit der lebenden Tiefseefauna hervorgebracht wird, und auch den überaus zarten Thonschiefern der cambrischen Schichten fehlt es nicht an Beziehungen zu den Thonablagerungen der grössten Meerestiefen.[1])

Jedenfalls steht die Thatsache fest, dass uns sehr verschiedene, theilweise hoch organisirte Formen im Cambrium unvermittelt entgegentreten; wohl handelt es sich dabei nicht um einen einzigen, verhältnissmässig kurzen Zeitabschnitt, sondern die cambrische Formation stellt eine ausserordentlich lange dauernde Periode dar, innerhalb welcher eine grosse Zahl aufeinander folgender

---

[1]) Wyv. Thomson, Voyage of the Challenger. Atlantic, vol. II, pag. 300. — Mojsisovics, Die Dolomitriffe von Südtirol und Venetien, S. 10. — Neumayr, Erdgeschichte, Bd. II, S. 52.

Formen lebten und tiefgreifende Umgestaltungen der Organismen platzgreifen konnten und platzgegriffen haben, wie z. B. ein Vergleich der untercambrischen mit den obercambrischen Trilobiten ergibt. Allein selbst in den allerältesten Schichten des ganzen Complexes treten uns noch immer verschiedene Formen und keineswegs solche der niedrigsten Art entgegen. Wohl das älteste Thier, von dem wir deutliche Reste kennen, ist ein Brachiopode, *Lingulella ferruginea,* und in wenig jüngeren Ablagerungen gesellen sich verschiedene andere Typen dazu, z. B. Trilobiten, Medusen, Mollusken u. s. w.

Es ist das ein Gegenstand von allergrösster Wichtigkeit; ist die altcambrische Fauna wirklich die älteste, die auf Erden gelebt hat, so bildet ihr unvermitteltes Auftreten geradezu einen schlagenden Beweis gegen die Abstammungslehre, wenigstens in ihrer weiteren Ausdehnung. Wir könnten zwar immerhin noch eine beschränkte Umgestaltung der Formen annehmen, aber von jener stolzen Lehre, welche die Gesammtheit der Lebewelt einheitlich zu erklären sucht, bliebe nur mehr wenig übrig. Diese steht und fällt mit der Annahme, dass vor der cambrischen Periode schon durch unermessliche Zeiträume organisches Leben existirt habe, dessen Reste uns verloren gegangen oder wenigstens nicht mehr in kennbarer Form erhalten sind.

Die tief einschneidende Bedeutung dieses Gegenstandes für die ganze Auffassung der Paläontologie macht es nothwendig, wenigstens in den kürzesten Zügen auf denselben einzugehen, obwohl er in den Bereich einer anderen Wissenschaft, der Geologie, fällt.[1]) Das Grundgebirge, über welchem sich in der Regel die cambrischen Ablagerungen erheben, sind krystallinische Schiefer der archaischen Periode, welche Schichtung und Schieferung mit den gewöhnlichen Absätzen aus dem Meere gemein haben, von diesen sich aber dadurch unterscheiden, dass sie ganz aus krystallinischen Elementen von Quarz, Feldspath, Glimmer, Hornblende u. s. w. zusammengesetzt sind. Da in der Jetztzeit unter unseren Augen sich nirgends solche Felsarten bilden, so ist es schwierig deren Entstehung zu erklären, doch darf es jetzt als im höchsten Grade wahrscheinlich bezeichnet werden, dass diese krystallinischen Schiefer ursprünglich gewöhnliche Sedimentgesteine, Thone u. s. w. waren, die in späterer Zeit unter Mitwirkung von Druck, vielleicht auch von Wärme umkrystallisirt wurden und so ihre jetzige Structur erhielten.

Wir können hier nicht auf die Beweise eingehen, welche für diese Auffassung beigebracht werden; es mag genügen, darauf hinzuweisen, dass das Vorkommen krystallinischer Schiefer nicht auf die archaische Zeit beschränkt ist, sondern dass in manchen Gegenden solche Gesteine auch in jüngeren Formationen auftreten, in paläozoischen Ablagerungen, ja stellenweise reichen sie sogar bis in die Kreidezeit hinauf. Es geht daraus in erster Linie hervor, dass

[1]) Vergl. Neumayr, Erdgeschichte, Bd. I, S. 607—634.

die krystallinischen Schiefer nicht unter Verhältnissen am Meeresgrunde abgesetzt worden sind, welche thierisches Leben ausschliessen; andererseits erscheint es sehr begreiflich, dass bei einer so gründlichen Umgestaltung der gesammten Gesteinsstructur, wie sie bei der Umwandlung eines gewöhnlichen Sedimentgesteines in Gneiss oder Glimmerschiefer dargestellt wird, die Reste von Organismen zerstört und unkenntlich gemacht wurden.

Für die Möglichkeit der Annahme organischen Lebens in der archaischen Zeit, der die Mehrzahl der krystallinischen Schiefer angehören, spricht zunächst schon der Umstand, dass diese von den cambrischen Ablagerungen in der Regel nicht durch eine scharfe Scheidelinie abgegrenzt sind, sondern in den tieferen Theilen des Cambriums treten mit dem Verschwinden von Thierresten mehr und mehr Spuren krystallinischer Structur auf, so dass die normalen Schichtgesteine nach unten ganz allmälig in krystallinische Schiefer übergehen. Entscheidend für die Frage, ob in der vorcambrischen Zeit schon Organismen existirt haben, ist das Auftreten von Stoffen im Bereiche der archaischen Schiefer, welche nur durch organische Thätigkeit abgeschieden worden sein können. In erster Linie ist in dieser Beziehung das Vorkommen kohliger Substanzen von Bedeutung; sehr selten findet sich Anthracit, überaus häufig dagegen Graphit, die bekannte amorphe Ausbildungsart des Kohlenstoffes in den krystallinischen Schiefern, und bisweilen sind diese ganz mit bituminösen, petroleumartigen Stoffen durchtränkt, wie das namentlich in Schweden beobachtet worden ist. Solche Vorkommnisse sind überall, wo sie auftreten, aus der Zersetzung thierischer oder pflanzlicher Theile hervorgegangen, und wir können auch hier absolut keinen andern Ursprung für dieselben annehmen.

Aehnlich verhält es sich mit dem kohlensauren Kalke, der in körniger Ausbildung, als Marmor, eine der häufigsten Einschaltungen in den krystallinischen Schiefern darstellt.[1]) Das Wasser des Meeres ist in der Jetztzeit nicht mit kohlensaurem Kalke gesättigt, eine unmittelbare Ausscheidung desselben kann also, abgesehen von ganz localen Verhältnissen in beschränkten Buchten, im Ocean nicht stattfinden, sondern wie die Untersuchungen des Meeresgrundes gezeigt haben, finden Kalkablagerungen nur durch thierische und pflanzliche Thätigkeit statt, und auch in der Vorzeit sind alle hochmarinen Kalke lediglich aus den Trümmern von Conchylienschalen, Korallen, Foraminiferengehäusen, Kalkalgen u. s. w. zusammengesetzt. Dieselben Gründe wie für die versteinerungsführenden Formationen gelten auch für den Marmor der archaischen Periode, und auch die Art seiner Lagerung gibt sehr bestimmte Anhaltspunkte gegen die

[1]) Abweichend von dem gewöhnlichen Sprachgebrauche, der jeden politurfähigen Kalkstein als Marmor bezeichnet, versteht man in der Gesteinslehre unter »Marmor« nur die zuckerkörnige Abänderung des Kalkes, deren bekanntester Repräsentant der Statuenmarmor ist.

etwaige Voraussetzung, dass derselbe durch unmittelbare Auskrystallisirung aus dem Meerwasser entstanden sein könnte.

Der Anwesenheit von Graphit, Anthracit, Bitumen und Kalkstein gegenüber können wir nicht daran zweifeln, dass auch in vorcambrischer Zeit ein reiches Thier- und Pflanzenleben existirt habe, wenn auch die Reste desselben durch die Umkrystallisirung unkenntlich geworden sind. Allerdings glaubte man auch die deutlichen Spuren jener Urwesen der archaischen Periode entdeckt zu haben, und eine Zeit lang war man ziemlich allgemein von der Richtigkeit und der ausserordentlichen Bedeutung dieser Funde überzeugt. Den ältesten Gneissmassen Canadas eingelagerte Marmorbänke zeigen stellenweise Partien, welche durch eingesprengte Körner, Fasern und Bänder von Serpentin oder ähnlichen Silicaten ausgezeichnet sind. Bei genauerer Betrachtung glaubte man in der Anordnung dieser Mineraltheile Aehnlichkeit mit der Anordnung von Kammern und Canälen von Foraminiferenschalen zu sehen. Mikroskopische Untersuchung schien diese Ansicht zu bestätigen, und so dachte man in jenen uralten Gesteinen die Reste eines niedrig organisirten Protozoen entdeckt zu haben.

Das Thier aus den ältesten canadischen Ablagerungen erhielt den Namen Eozoon; der Kalk an demselben sollte das ehemalige Gehäuse, die Serpentintheilchen Ausfüllungen von Kammern, Canälen und Poren in diesem darstellen; die äussere Gestalt ist sehr unregelmässig, zeigt in der Regel eine breite Basis und gewölbte Oberseite. Ohne Vergrösserung sieht man reihenförmig angeordnete Streifen von Serpentin, welche an manchen Exemplaren zahlreiche Einschnürungen zeigen und dadurch ein perlschnurartiges Aussehen erhalten; jede solche Perle sollte eine Kammer darstellen, welche mit der benachbarten in offener Verbindung steht. Die einzelnen Serpentinzüge sind oft von schmalen Streifen eingesäumt, die sich unter dem Mikroskop als zahlreiche sehr feine, parallel liegende Serpentin- oder Asbestfasern herausstellen; sie werden als die Ausfüllung feiner Poren betrachtet, wie sie in den Wandungen vieler Foraminiferen auftreten, und canalartige Streifen von Serpentin zwischen den einzelnen Kammerreihen wurden mit dem bei vielen Foraminiferen vorhandenen Canalsystem verglichen.

Diese Deutung wurde von vielen Seiten als richtig angenommen, und bald fand man ähnliche Vorkommnisse in vielen Gegenden, das Eozoon trat auch in Schweden, Irland, den Pyrenäen, den Alpen, im bairisch-böhmischen Grenzgebirge u. s. w. auf. Allein bald regte sich der entschiedenste Widerspruch gegen die thierische Natur des Eozoon; Carter, King, Rowney in England, Hahn und Möbius in Deutschland[1]) erklärten dasselbe als eine rein mineralische Bildung, und namentlich der letztere konnte nach der Untersuchung von

---

[1]) Vergl. namentlich Möbius, Der Bau des *Eozoon canadense*, nach eigenen Untersuchungen verglichen mit dem Bau der *Foraminifera*. Palaeontographica, 1878, Bd. XXV.

sehr gutem und reichlichem Material seine Ansicht aussprechen. Er wies darauf hin, dass Eozoon nirgends die Regelmässigkeit der Form zeigt, welche allen organischen Bildungen eigenthümlich ist; die angeblichen Canäle stimmen in ihrer Lage nicht mit jenen der Foraminiferen überein, und wenn man sie durch Einwirkung von Säure aus dem Kalke herauspräparirt, so sieht man, dass sie nicht rund sind, sondern ganz unregelmässige lamellenförmige Gebilde darstellen. Aehnlich verhält es sich mit der Faserlage, welche mit der porösen Kammerwand der Foraminiferen verglichen wird; wäre diese Deutung richtig, so müsste jede Faserlage der Hauptmasse nach aus Kalk bestehen und runde Fasern des Silicates einschliessen. Nach Möbius aber enthält dieselbe gar keinen Kalk, sie besteht aus lauter feinen prismatischen Silicatnadeln und hat demnach mit einer porösen Zellwandung keinerlei Aehnlichkeit; auch ist die Richtung der Fasern zu den Zellen durchaus nicht immer senkrecht, wie man voraussetzen müsste.

Durch diese Untersuchungen ist es wohl mit aller Bestimmtheit erwiesen, dass Eozoon keine Foraminifere ist, und ist dessen organische Entstehung überhaupt unwahrscheinlich geworden. Wohl halten noch manche Forscher an jener Ansicht fest, doch können so überaus zweifelhafte Reste nicht als Beweise für das Vorhandensein thierischen Lebens in der archaischen Periode betrachtet werden.

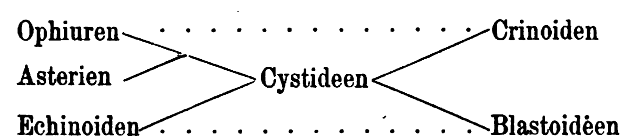
Jedenfalls aber reicht das Auftreten von Marmor und kohligen Substanzen vollständig aus, um diesen Beweis zu liefern, und es fällt damit auch der aus dem unvermittelten Auftreten der cambrischen Fauna abgeleitete Einwand gegen die Abstammungslehre in nichts zusammen.

Die Stammbäume.

Mit Hilfe der fossilen Uebergangsglieder, soweit dieselben bekannt geworden sind, gelingt es, in einer Reihe von Fällen weit vollständigeren Einblick in die Beziehungen und verwandtschaftlichen Verbindungen der Formen untereinander zu erhalten, als ihn die Kenntniss der jetzt lebenden Vorkommnisse für sich allein zu bieten im Stande ist. Genaue Prüfung dieser Verhältnisse gibt uns nun ein wichtiges, aber in seiner Bedeutung noch viel zu wenig gewürdigtes Mittel an die Hand, um die Richtigkeit der Descendenzlehre auf die Probe zu stellen. Sind wirklich die verschiedenen Formen durch allmälige Veränderung auseinander entstanden, so müssen die Verwandtschaftsverhältnisse stets verhältnissmässig wenig verwickelte sein, so dass die Möglichkeit vorhanden ist, sie in Form eines einfachen Stammbaumes zur Darstellung zu bringen; ist dagegen die Abstammungslehre unrichtig, so wäre nicht der leiseste Grund für das Vorhandensein solcher einfachen Beziehungen vorhanden, jeder Typus könnte nach den allerverschiedensten Richtungen hin gleich aus-

gesprochene Affinitäten zeigen, so dass ein Versuch, die Verwandtschaft in Baumform zu zeichnen, misslingen müsste; es würden die Zweige nicht nur nach unten mit dem Stamme zusammenhängen, sondern ineinander verfliessen, die graphische Darstellung würde nicht mehr eine Verästelung, sondern ein Netzwerk darstellen.

Allerdings bedarf es ausserordentlich eingehenden und genauen Studiums, um eine solche Probe innerhalb einer Formengruppe anzustellen, und es sind noch nicht viele Gebiete, auf denen dies überhaupt möglich war, soweit aber meine Erfahrung in dieser Beziehung reicht, ist mir noch kein Fall bekannt, der zur Annahme »netzförmiger Verwandtschaft« zwingen würde, während eine Anzahl sich sehr ungezwungen der von der Descendenzlehre geforderten Anordnung fügt. Unter den grossen Haupttypen des Thierreiches lässt sich in seinen Verzweigungen diejenige der Stachelhäuter oder Echinodermen am Genauesten überblicken; in der Jetztwelt weist diese Abtheilung fünf Hauptclassen auf, die Crinoiden oder Seelilien, die Asterien oder Seesterne, die Ophiuren oder Schlangensterne, die Echinoiden oder Seeigel und die Seewalzen oder Holothurien. Von diesen müssen wir die letztgenannte Abtheilung, die fast gar keine Fossilreste hinterlassen hat, ausser Acht lassen; dagegen kommen noch zwei vollständig ausgestorbene Classen hinzu, die wir nur in versteinertem Zustande kennen, nämlich die Cystideen und die Blastoideen. In den ältesten Ablagerungen der cambrischen und silurischen Formation liegen nun verschiedene Uebergangsformen zwischen diesen Classen vor, welche später genauer besprochen werden sollen; wenn wir die Beziehungen, welche durch dieselben hergestellt werden, graphisch darstellen, so ergibt sich folgendes Bild:



Wir sehen also hier verästelte Verwandtschaft, und es lässt sich aus der hier gegebenen Darstellung jeden Augenblick ohne Schwierigkeit ein Stammbaum herstellen, welche von den sechs Classen man auch als Stammform ansehen mag. Liessen sich dagegen neben diesen thatsächlich nachgewiesenen Uebergängen auch andere, z. B. zwischen Asterien und Crinoiden, oder zwischen Blastoideen und Echinoiden, nachweisen, so würde dadurch eine netzförmige Verschlingung in der Zeichnung entstehen, wie sie mit den Annahmen der Descendenzlehre unvereinbar ist. Aehnliche Verhältnisse treffen wir in verschiedenen anderen Abtheilungen, vor Allem aber bei der wichtigsten Abtheilung des ganzen Thierreiches, bei den Säugethieren.

Es ist das ein ausserordentlich schwerwiegender Beweis für die Richtigkeit der Darwin'schen Theorie; hier ist eine directe Widerlegung möglich, hier

steht das Feld für jeden Angriff frei, aber noch in keinem Falle ist ein Verhältniss nachgewiesen worden, welches im Widerspruche stände.

Man könnte allerdings bei oberflächlicher Betrachtung einwenden, dass dieser Beweis noch unvollständig und daher nicht entscheidend ist, so lange nicht gezeigt worden ist, dass diese einfachen Verwandtschaftsverhältnisse überall in der Thierwelt herrschen, nicht nur in einigen Gruppen derselben. Allein das ist nicht der Fall; wären in der That die Beziehungen der einzelnen Thiere und Thiergruppen untereinander sehr verwickelter Natur, wären sie »netzförmig«, so müsste jeder Versuch der Zurückführung auf einfache Stammlinien auch nur innerhalb einer beschränkten Abtheilung sofort zu den grellsten Widersprüchen führen, die sich bei jedem Versuche, tiefer einzudringen oder den Kreis der Betrachtung auszudehnen, in unüberwindlicher Weise steigern und verwickeln müssten. Und da dies thatsächlich nicht der Fall ist, so dürfen wir darin einen schwerwiegenden Beweis für die Abstammungslehre sehen.

Embryologie und vergleichende Anatomie.

Nicht minder wichtig sind die Beweise, welche für die Abstammungslehre aus der individuellen Entwicklung der Organismen, namentlich der Thiere, abgeleitet werden. Während lange Zeit hindurch die allmälige Entwicklung des Individuums von seiner ersten Anlage im Keime an nur wenig studirt und berücksichtigt wurde, ist durch das Verdienst Pander's und vor Allem des grossen Carl Ernst von Bär die Kenntniss dieser überaus wichtigen Vorgänge erschlossen worden, und seither hat sich die »Embryologie«, die Lehre von diesem Gegenstande, zu einem der wichtigsten und blühendsten Zweige der Naturgeschichte aufgeschwungen.

Von den vielen merkwürdigen Thatsachen auf diesem Gebiete ist hier zunächst eine von fundamentaler Wichtigkeit; Louis Agassiz war der erste, welcher darauf aufmerksam machte, dass manche Thierformen im Embryonalleben oder in früher Jugend Merkmale an sich tragen, die sie später verlieren, welche aber bei anderen Formen, die in geologisch älteren Ablagerungen auftreten und meist niedriger organisirt sind, zeitlebens erhalten sind.

Betrachten wir z. B. den Fuss der Vögel (Fig. 9); die gewöhnliche Zusammensetzung der Skelettheile am Fusse der höheren Wirbelthiere ist die, dass von oben nach unten zuerst der Oberschenkelknochen *(Femur)*, die beiden Unterschenkelknochen (Schienbein oder *Tibia,* und Wadenbein oder *Fibula*), dann die Doppelreihe der Fusswurzel *(Tarsus)*, der Mittelfuss *(Metatarsus)*, endlich die Zehen aufeinanderfolgen. Von diesem normalen Schema weicht der Vogelfuss namentlich dadurch ab, dass Fusswurzel und Mittelfussknochen fehlen und an ihre Stelle ein einziger gestreckter Knochen, der sogenannte *Tarsometatarsus* oder Lauf, tritt. Allein bei dem Vogelembryo im Ei ist dieser Bau

noch nicht entwickelt, hier sind Fusswurzelknochen und 4 Mittelfussknochen vorhanden, die sich in ihrer Anordnung an diejenige der geologisch weit älteren Reptilien anschliessen, und erst allmälig bildet sich im Verlaufe der individuellen Entwicklung der typische Vogelfuss dadurch heraus, dass der obere Theil der Fusswurzel mit dem Unterschenkel verwächst, während der Lauf aus der Verschmelzung des unteren Theiles der Fusswurzel- mit den Mittelfussknochen entsteht. Diese Anordnung erinnert nun in auffallender Weise an diejenige, welche bei manchen Reptilien auftritt, und man wird dadurch auf diese

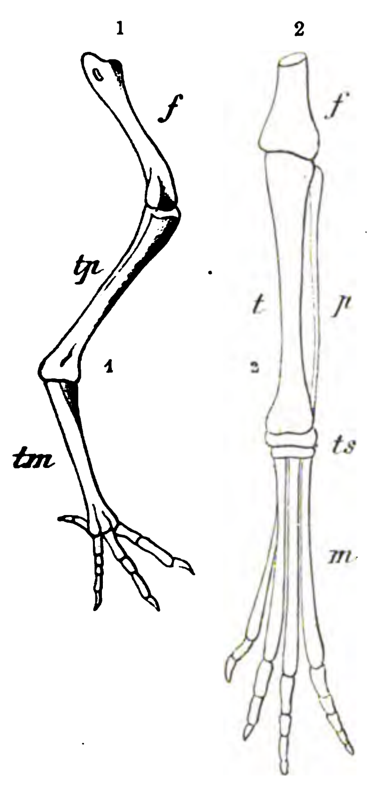


Fig. 9. 1. Fuss eines erwachsenen Huhnes, verkleinert. 2. Fuss eines Hühnerembryo, vergrössert. Nach O. Schmidt. (Bei 2 ist der obere Theil des Oberschenkels weggeschnitten.) *f* Oberschenkel, *t* Schienbein, *p* Wadenbein, *tp* Unterschenkel, *ts* Fusswurzel *(Tarsus)*, *m* Mittelfuss *(Metatarsus)*, *tm* Lauf *(Tarsometatarsus)*.



Fig. 10. Hundeembryo mit Kiemenbögen *(k)*, nach Kölliker.

letztere Classe als auf die Stammgruppe der Vögel verwiesen.

Aus der grossen Menge ähnlicher Fälle mag nur noch ein besonders interessantes und wichtiges Beispiel hervorgehoben werden; alle höheren Wirbelthiere, Vögel und Säugethiere machen ein Entwicklungsstadium durch, in welchem sie eine Reihe von Eigenthümlichkeiten niedrig organisirter Fische ohne feste Knochen, sogenannter Knorpelfische, an sich tragen und namentlich deutlich entwickelte Kiemenbögen zeigen, die später verschwinden (Fig. 10).

Diese und ähnliche Verhältnisse, deren sich zahllose anführen lassen, werden nur durch die Abstammungslehre verständlich; man sprach früher von »Einheit des Schöpfungsplanes«, der darin zum Ausdruck kommen sollte, eine

Phrase, die gewiss Alles eher leisten kann, als die eine Thatsache erklären, dass das junge Säugethier mit Kiemenbögen ausgestattet ist. Es lag nahe, beim Auftreten Darwin's derartige Embryonalcharaktere, die an geologisch ältere Typen erinnern, als Erbstücke von Vorfahren aufzufassen, zu schliessen, dass die höheren Wirbelthiere von Fischen, die Vögel von Reptilien abstammen u. s. w. Vor Allem haben Fritz Müller und Häckel mit grösster Entschiedenheit sich dahin ausgesprochen, und letzterer hat diese Anschauung zur Formulirung des Gesetzes verallgemeinert, dass die individuelle Entwicklung geradezu eine abgekürzte Wiederholung der Stammesgeschichte darstelle.

Allerdings ist das eine etwas zu bestimmte Fassung; die Entwicklung des Individuums enthält viele Reminiscenzen an die Zustände der Vorfahren, aber nicht jede Eigenthümlichkeit, die auf den ersten Blick als ein altes Erbstück dieser Art erscheint, bewährt sich auch in Wirklichkeit als solches, wie das auch von Häckel später anerkannt wurde; die ganze Methode muss aus Gründen, die wir bald kennen lernen werden, mit grosser Vorsicht gehandhabt werden, jedenfalls aber bildet die Erkenntniss des Zusammenhanges zwischen der embryologischen Entwicklung und der paläontologischen Stammesgeschichte, zwischen Ontogenie und Phylogenie nach Häckel's Bezeichnungsweise eine der wichtigsten Stützen für die Abstammungslehre und hat eine der fruchtbarsten Anregungen für deren weiteren Ausbau gegeben.

Immerhin ist die ganze Annahme, wenn auch eine sehr wahrscheinliche, doch nicht streng bewiesen, so lange nicht unmittelbare paläontologische Beobachtungen die Bestätigung für dieselbe liefern; in dieser Richtung hat L. Würtemberger zuerst wichtige thatsächliche Verhältnisse nachgewiesen, welche in der klarsten Weise für den Parallelismus der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung sprechen [1]) und in der Folge vielfache Bestätigung erhalten haben. Die Ammoniten, eine Formengruppe, bei welcher in Folge ihrer grossen Häufigkeit in vielen Ablagerungen eine bedeutende Anzahl genetischer Formenreihen mit Bestimmtheit nachgewiesen werden konnte, haben bekanntlich ein spiral in einer Ebene aufgerolltes Gehäuse, welches in zahlreiche Kammern getheilt ist; die letzte von diesen, die sogenannte Wohnkammer, die dem Thiere zum Aufenthalt diente, ist verhältnissmässig lang und nimmt eine halbe bis anderthalb Windungen ein, während die inneren Windungen durch Querscheidewände in sehr viel kürzere Kammern zerfallen, welche mit Luft gefüllt waren und daher Luftkammern heissen. Natürlich ist das Gehäuse in der Weise entstanden, dass die innersten Windungen zuerst gebildet und dann die äusseren allmälig um dieselben herumgelagert wurden; das Thier bewohnte, als es jung und klein war, die engen Innentheile der Schale, in dem Maasse, als es

[1]) L. Würtemberger, Neuer Beitrag zum geologischen Beweise der Darwin'schen Theorie. Ausland 1873, Nr. 2.

wuchs, rückte es aus den zu enge werdenden Theilen heraus, baute die Röhre weiter und schloss die verlassene Partie durch eine Scheidewand ab. Es war also jeder Theil des Gehäuses einmal im Laufe des Wachsthums Wohnkammer, und wenn man von einem ausgewachsenen Ammoniten mit Hammer und Meissel die äusseren Windungen Stück für Stück absprengt, erhält man das Bild der Schale in ihren verschiedenen Wachsthumsstadien. Wenn also die Jugendzustände in der That der ausgewachsenen Form der geologisch älteren Vorfahren entsprechen, so müssen wir erwarten, dass bei den Formenreihen der Ammoniten die jüngsten Vertreter auf ihren inneren Windungen Charaktere von älteren Mutationen derselben Reihe zeigen.

Diese Voraussetzung zeigt sich auch wirklich in einer Reihe von Fällen glänzend bestätigt; um bei dem von Würtemberger zuerst erwähnten Beispiele zu bleiben, finden wir im mittleren Theile der Juraformation Ammoniten von flach scheibenförmiger Gestalt, welche auf ihren Windungen zahlreiche zwei- oder mehrfach gegabelte Rippen tragen *(Perisphinctes)*; später stellt sich eine Reihe von Knoten ein, welche nahe dem convexen Theile der Windung stehen; bei anderen Formen gesellt sich dazu noch eine zweite innere Knotenreihe, während gleichzeitig die Rippen undeutlich werden und verschwinden; dann erlischt die äussere und endlich auch die innere Knotenreihe; ausserdem wird das Gehäuse stark aufgeblasen und fast kugelig; wir haben also als Endglied der Formenreihe eine dicke Schale, welche vollständig glatt ist (z. B. *Aspidoceras cyclotum*). Bricht man nun von einem ausgewachsenen Exemplare von dieser Beschaffenheit die äusseren Windungen weg, so findet man, dass auf den jüngeren Windungen eine innere, dann auch eine äussere Knotenreihe vorhanden war, bei weiterem Präpariren sieht man dann die innere, später auch wieder die äussere Knotenreihe verschwinden und statt derselben bei ganz kleinen Exemplaren die Rippen des Stammvaters sich einstellen.

Diese Erfahrung steht durchaus nicht vereinzelt da; vor Allem aber zeigt sich eine wichtige Erscheinung, dass nämlich ein neu auftretender Charakter innerhalb einer Formenreihe in der Mehrzahl der Fälle zuerst nur angedeutet auf dem letzten Umgange sich einstellt und dann bei den späteren Repräsentanten sich verstärkt und nun immer weiter auf die inneren Windungen vorrückt;[1]) während dieses Vorganges kann ein anderer Charakter schon wieder auf der letzten Windung zum Vorschein kommen, diesem folgt später ein dritter, von denen jeder immer weiter nach innen rückt, so dass sich auf den innersten Windungen diese verschiedenen, successive erschienenen Merkmale gegen-

[1]) Vergl. in dieser Beziehung das soeben erschienene Werk von Eimer, »Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens« (Jena 1888), in welchem auf Grund der hier geschilderten und anderer Verhältnisse das Auftreten neuer Eigenschaften geradezu als ein besonderer Fall organischen Wachsthums dargestellt wird.

seitig drängen. Mit anderen Worten, die neuen Abänderungen treten erst in den allerletzten Wachsthumsstadien auf und werden auf die Nachkommen nicht absolut genau in demselben, sondern im Verlaufe langer geologischer Zeiträume in einem immer früheren Lebensalter vererbt.

Diese Thatsache gibt die klare Darstellung des Vorganges, durch welchen die individuelle Entwicklung zum genauen Bilde der Stammesgeschichte wird; in Folge der Vererbung der zuerst nur beim erwachsenen Thiere vorhandenen Merkmale in immer früherem Lebensalter werden endlich die Charaktere früher Ahnen ganz in das Embryonalleben zurückgedrängt.

Wäre das Erscheinen im Alter und Zurückgreifen auf die Jugendzustände die einzige Art und Weise, auf welche neue Merkmale auftreten, so wäre natürlich nichts einfacher, als aus der individuellen Entwicklung irgend eines Thieres seinen ganzen Stammbaum sofort abzuleiten; allein dies ist nicht der Fall; vielfach werden auch neue Eigenschaften in früherem und frühestem Alter erworben, welche zum Theil mit der Lebensweise, die das Thier in der Jugend führt, mit dem Embryonalleben, dem Larvenleben u. s. w. in innigster Beziehung stehen; bei ungenügender Berücksichtigung solcher Fälle würde man natürlich aus der individuellen Entwicklung durchaus unrichtige Schlüsse ziehen. Eine andere Erscheinung, die ebenfalls die Sicherheit der Folgerungen beeinträchtigt, besteht darin, dass nicht alle Merkmale sich erhalten, sondern dass sehr viele ganz verloren gehen, ohne eine Spur in der Ontogenie zurückzulassen.

Neben diesen beiden Fehlerquellen, die man mit einem allerdings in seiner ersten Hälfte etwas seltsamen Namen als »Fälschung und Abkürzung der Entwicklung« zu bezeichnen pflegt, kommt aber noch ein weiteres Moment hinzu: die Grössenunterschiede, welche das Individuum im Laufe seiner Entwicklung durchmacht, sind ausserordentlich bedeutend, und die Veränderungen, welche bei den einzelnen Organen in Folge dessen im Laufe des Wachsthums eintreten, können sich nicht nur auf die Grössenverhältnisse beziehen, sondern sie müssen auch tiefer in die Gestaltung eingreifen und in dieser Aenderung hervorrufen. Wenn also ein Merkmal in der oben bezeichneten Weise vom ausgewachsenen Zustande in immer frühere und jugendlichere Stadien zurückrückt, so wird es in der Regel auch Umgestaltungen, namentlich Vereinfachungen erleiden müssen,[1]) welche nicht die Folge der Vererbung von einem Vorfahren sind. Gerade hier ist die Entscheidung oft eine sehr schwierige, denn in sehr vielen Fällen finden wir, dass in Wirklichkeit auch die Vorfahren einfacher gebaut waren, so dass es sehr schwer zu sagen ist, wie weit der reducirte Bau des

[1]) Ein auffallendes Beispiel dieser Art bildet die Gleichheit der Loben der verschiedensten Ammoniten in einem frühen, aber nicht allerersten Wachsthumsstadium, auf welche Branco hingewiesen hat (Branco, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. I, S. 35, Palaeontographica, Bd. XXVI); auch die 11 dorsalen Platten bei Seesternen, Crinoiden und Seeigeln dürften in diese Kategorie fallen.

Jugendstadiums der Vererbung, wie weit der Vereinfachung entsprechend den geringen Dimensionen zuzuschreiben ist.

Man hat diesem Gegenstande ausserordentliche Tragweite zugeschrieben und zu folgern gesucht, dass die ganze individuelle Entwicklung nur darauf zurückzuführen sei, dass die winzige, einfache Keimzelle bei ihrer Entwicklung zum vollständigen Organismus naturgemäss vom Niedrigsten zum Höheren fortschreiten müsse, dass somit die Aehnlichkeit von Embryonalzuständen höherer Organismen mit den erwachsenen Exemplaren niedriger stehender Formen nur eine zufällige sei, und dass ein Zusammenhang zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung überhaupt nicht existire.

Eine solche Auffassung ist jedoch, wie sich leicht zeigen lässt, durchaus irrig; wenn das Hühnchen im Ei gesonderte Stücke der Fusswurzel und getrennte Mittelfussknochen hat, die später der einfacheren Bildung eines einzigen Knochens, des Laufes, Platz machen, so ist das gewiss nicht der gerade Weg vom Einfachen zum Vollkommeneren; ebensowenig kann das Auftreten von Kiemenbögen, ähnlich denen der Fische, bei den Embryonen der Säugethiere auf diese Weise gedeutet werden; häufig finden wir sogar, dass das erwachsene Thier sehr viel niedriger organisirt ist als die Jugendzustände derselben Form, wie dies vor Allem bei vielen Schmarotzerkrebsen in auffallendster Weise der Fall ist. Es lassen sich überhaupt zahllose Beispiele dieser Art anführen, und ich will hier nur eines hervorheben, welches dem Gebiete der Paläontologie entnommen ist. Einer der verbreitetsten und bekanntesten

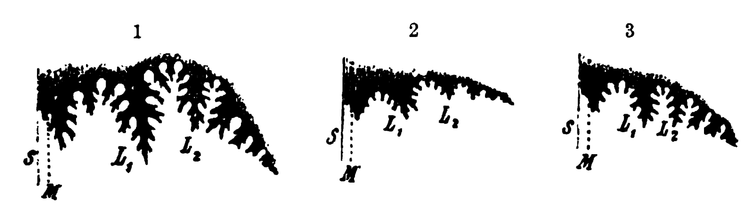


Fig. 11. Lobenlinien von *Psiloceras*. 1. Alpine Form, unreducirt. *Psiloceras Naumanni*. 2. *Psiloceras planorbis*, ausgewachsen, stark reducirt. 3. Derselbe, nicht ganz ausgewachsen, schwächer reducirt.

Ammoniten im untersten Lias Mitteleuropas, *Psiloceras planorbis* (Fig. 11), ist seinen Verwandten gegenüber dadurch ausgezeichnet, dass bei ihm die Verzweigung der Kammerscheidewände, die sogenannte Lobenlinie (vergl. oben S. 59), sehr wenig entwickelt ist, und es lässt sich zeigen, dass er sich aus einer Form mit stärker ausgebildeter Verästelung der Scheidewände durch Reduction entwickelt hat; wenn man nun bei diesem *Psiloceras planorbis* die Loben in verschiedenen Wachsthumsstadien vergleicht, so findet man, dass dieselben auf den inneren Windungen verzweigter sind als weiter aussen.[1])

[1]) Neumayr, Zur Kenntniss der Fauna des untersten Lias in den Nordalpen. Abhandlungen der geolog. Reichsanstalt, 1879, Bd. VII, Heft 5, S. 25.

Solche Vorkommnisse widerlegen den erwähnten Einwurf gegen die Bedeutung der individuellen Entwicklung für die Stammesgeschichte vollständig; wir dürfen demnach die Ergebnisse der ersteren für unsere Folgerungen verwerthen, wenn auch bei der Anwendung grosse Vorsicht nothwendig ist, nicht nur aus den schon genannten Gründen, sondern auch deswegen, weil in manchen Fällen verschiedene Stämme unabhängig voneinander ähnliche Veränderungen erleiden. Trotzdem gestattet uns die embryologische Methode, mit Bestimmtheit darauf zu schliessen, dass der Betrag, den die allmälige Veränderung der Organismen im Laufe der geologischen Zeiträume erreicht hat, ein überaus grosser ist. Wenn wir im ganzen Gebiete der Wirbelthiere weitgehende Uebereinstimmung finden, wenn wir bei allen Echinodermen wenig voneinander abweichende bewimperte Larven finden u. s. w., so führt dies zu dem Schlusse, dass alle Formen innerhalb der grossen Haupttypen des Thierreiches gemeinsame Abstammung aufzuweisen haben; allein selbst bei Angehörigen verschiedener Typen kommen sehr allgemein nahe verwandte Entwicklungsformen vor, die Eizellen zeigen in den verschiedensten Abtheilungen übereinstimmenden Bau, auch die mit Flimmerzellen bekleideten und mit einfacher Mundöffnung und Leibeshöhlung versehenen »*Gastrula*-Larven« kommen in weitester Verbreitung im Thierreiche vor, und so werden wir zu der Annahme geführt, dass die Stammverwandtschaft noch viel weitere Gebiete umfasst.

Zu demselben Ergebnisse führt uns die gesammte vergleichende Anatomie und Morphologie; sobald überhaupt das Auftreten allmäliger Abänderung nachgewiesen ist, können die merkwürdigen Uebereinstimmungen des Baues zwischen sehr weit voneinander verschiedenen Formen nur auf gemeinsame Abstammung zurückführen, so dass einer der bedeutendsten Forscher auf diesem Gebiete mit vollem Rechte sagen konnte, dass die ganze vergleichende Anatomie einen fortlaufenden Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Abstammungslehre bilde.

Dies gilt nicht nur von den gröberen, mit freiem Auge sichtbaren Verhältnissen, sondern man findet es auch bestätigt, wenn man mit Hilfe des Mikroskops die feinste Structur der Gewebe untersucht, welche den Körper von Thier und Pflanze aufbauen. Trotz aller Verschiedenheit in der Ausbildung finden wir durch das ganze Reich der Lebewesen in den ersten Elementarorganen, den Zellen, einen Grad von Uebereinstimmung, der nur eine Deutung zulässt, dass alle Organismen, Pflanzen wie Thiere, von den einfachsten, einzelligen Geschöpfen herstammen.

Urzeugung.

Derselbe Gedankengang, welcher das ganze System der Darwin'schen Theorie beherrscht, legt die Vermuthung nahe und lässt es als logisch folgerichtig erscheinen, dass jene einfachsten und niedrigsten Organismen, aus welchen die höheren Formen sich entwickelt haben, unter uns unbekannten

Bedingungen auf natürliche Weise aus nicht organisirten Stoffen durch sogenannte Urzeugung entstanden seien. Der Geist, welchem es Bedürfniss ist, die Gesammtheit der Erscheinungen unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen, wird diese Vermuthung nicht abweisen können; aber wir dürfen uns auch nicht verheimlichen, dass ein naturgeschichtlicher Beweis für das Stattfinden einer Urzeugung nicht vorhanden ist, so sehr man auch nach einem solchen gesucht hat. Bekanntlich haben die Schleppnetzuntersuchungen der neueren Zeit in grossen Meerestiefen ein eigenthümliches, grösstentheils aus winzigen Foraminiferenschalen bestehendes Sediment, den »weissen Tiefseeschlamm« oder »Globigerinenschlamm«, gefunden. Die ersten Proben dieses merkwürdigen Gebildes, welche einer mikroskopischen Prüfung unterworfen wurden, waren in sehr starkem Weingeist aufbewahrt, und an diesen sah man bei starker Vergrösserung ausser den Kalkschälchen und ihren Trümmern eine eigenthümliche, schleimige, flockige Substanz ohne erkennbare Structur, welche der Eiweisssubstanz, dem Protoplasma, der niedrigsten Organismen sehr ähnlich war. Dafür wurde sie denn auch gehalten, und als man wieder die zähe Consistenz des frischen Globigerinenschlammes sah, glaubte man, sie eben dieser Eiweisssubstanz zuschreiben zu müssen; so kam man zu der Ansicht, dass man es mit einem Organismus einfachster Art zu thun habe, mit belebtem, der Zusammenziehung fähigem Protoplasma, ohne Structur, ohne bestimmte äussere Form und Begrenzung; dasselbe sollte in zusammenhängenden Massen, ohne Sonderung in Individuen, den Meeresboden bedecken und sich dort unmittelbar aus nicht organisirten Stoffen bilden, da eine eigentliche Nahrungsaufnahme bei einem solchen Geschöpfe und unter diesen Lebensverhältnissen ausgeschlossen schien. Folgerichtig nahm man auch an, dass dieser Organismus, welcher den Namen *Bathybius* erhielt, am Meeresgrunde durch Urzeugung entstanden sei, man erinnerte sich der Hypothese Oken's und anderer Naturphilosophen, dass auf dem Grunde des Meeres aus unorganischen Stoffen sich der organisirte »Urschleim« bilde, aus dem sich alles höhere Leben entwickelt; das Bindeglied zwischen organischer und unorganischer Natur, das die Räthsel der Entstehung des Lebens lösen soll, schien gefunden.

Diese Vermuthungen über Wesen und Bedeutung des *Bathybius* haben sich jedoch nicht bestätigt. Als im Jahre 1873 das englische Schiff »Challenger« seine grosse Reise zur Erforschung des Meeresgrundes antrat, galt es natürlich als eine der ersten Aufgaben, neue Beobachtungen über das merkwürdige Wesen der Tiefe anzustellen. Trotz der eifrigsten Bemühungen war jedoch an frischen Bodenproben keine Spur von *Bathybius* zu finden, und erst wenn man Globigerinenschlamm zur Aufbewahrung in starken Weingeist setzte, zeigte sich die eigenthümliche, flockige Trübung. Man untersuchte nun die Flocken auf chemischem Wege näher, und es zeigte sich, dass man es lediglich mit einem Gypsniederschlage zu thun habe, der allerdings unter dem Mikroskope

viel Aehnlichkeit mit Protoplasma zeigt. Das Meerwasser enthält bekanntlich eine ziemlich beträchtliche Menge von schwefelsaurem Kalk, der in Alkohol nur sehr schwer löslich ist und sich daher bei Zusatz von starkem Spiritus in Flocken ausscheidet. *Bathybius* wurde daher wieder aus der Reihe der Lebewesen gestrichen. Später hat dann E. Bessels im Smith-Sund an der Westküste des nördlichsten Grönland wieder etwas anders geformte Plasmamassen von äusserster Einfachheit gefunden, welche nach seiner Schilderung Bewegungs- und Ernährungserscheinungen, sowie Körnerströmung erkennen liessen, und die er als *Protobathybius* beschrieb; man wird wohl etwas nähere Berichte über dieses merkwürdige Wesen abwarten müssen.[1]) Alle bisher angestellten Versuche, die Urzeugung auf experimentellem Wege nachzuweisen, sind misslungen, und ein sicherer Beobachtungsbeweis für deren Vorkommen existirt nicht.

Natürliche Zuchtwahl und Kampf ums Dasein.

Wir haben gesehen, dass ein genetischer Zusammenhang der gesammten Organismenwelt im höchsten Grade wahrscheinlich ist; allein damit ist nur die eine Seite des Gegenstandes erledigt, damit ist noch keine Erklärung des Vorganges gegeben, und diese Frage drängt sich unmittelbar auf, wir müssen Ursache und Veranlassung der Veränderung zu ergründen suchen. Gerade auf diesem Gebiete liegt ein Hauptverdienst Darwin's, indem er den ungenügenden Anschauungen seiner Vorläufer gegenüber in bestimmter Weise die Umbildung als die naturgemässe Wirkung einfacher Vorgänge darstellte; seine Auffassung erschöpft zwar den Gegenstand nicht, sie ist in manchen wichtigen Punkten, vielleicht auch in solchen, von denen wir es noch gar nicht ahnen, einer Verbesserung fähig und bedürftig, aber offenbar ist hier der richtige Weg eingeschlagen, auf dem man zu vollkommener Erkenntniss vorzuschreiten hoffen darf.

Darwin geht bekanntlich von der Untersuchung der Hausthiere und Culturpflanzen aus; die bedeutenden Umänderungen dieser sind dadurch erzielt worden, dass der Mensch unter den ihm zur Verfügung stehenden Individuen diejenigen zur Nachzucht verwendet, welche ihm erwünschte oder vortheilhafte Eigenschaften in hervorragendster Weise aufweisen. Es sind also zwei Hauptpunkte von entscheidender Wichtigkeit: das Auftreten von erblichen individuellen Verschiedenheiten bei den Angehörigen einer und derselben Art oder Rasse und die Auswahl zur Nachzucht; diese Factoren bedingen die Umgestaltung der Culturorganismen, und wenn wir dieselben auch bei den verschiedenen Formen im Naturzustande in ähnlicher Weise wirksam finden, so sind wir zu der Annahme berechtigt, ja genöthigt, dass sie sich hier in ähnlicher Weise,

[1]) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 1875, Bd. IX, S. 277.

wenn auch vermuthlich dem Grade, der Intensität nach verschieden, geltend machen werden.

Das Auftreten von persönlicher Verschiedenheit, von individueller Variabilität bei frei lebenden Thieren und Pflanzen ist eine allbekannte und anerkannte Thatsache, wenn auch im Durchschnitt der Betrag dieser Abweichungen geringer ist als bei den Culturformen. Ebenso ist wohl noch nie bezweifelt worden, dass solche individuelle Abweichungen häufig erblich sind; die allbekannte Thatsache des Vorkommens von Familienähnlichkeit beruht auf nichts Anderem als auf der Vererbung individueller Verschiedenheiten.

Schwieriger ist die Frage, ob in der Natur auch eine Auswahl der nach einer gewissen Richtung abändernden Individuen für die Nachzucht und Fortpflanzung stattfinden kann und wirklich stattfindet. Es ist bekannt, dass alle Thiere und Pflanzen eine grössere Zahl von lebensfähigen Keimen hervorbringen, als zur Entwicklung gelangen können; bei manchen Organismen zählen dieselben nach Millionen, wie z. B. beim Riesenbovisten unter den Pilzen, bei anderen nach vielen Tausenden, aber selbst bei denjenigen Formen, welche die langsamste Vermehrung zeigen, ist diese noch immer so bedeutend, dass bei Weitem nicht alle fortkommen können. Der Elephant pflanzt sich, soweit unsere Kenntniss reicht, unter allen Thieren am langsamsten fort, und doch würden die Nachkommen eines einzigen Paares, wenn alle Jungen aufkämen, die normale Lebensdauer erreichten und die durchschnittliche Zahl von Nachkommen hinterliessen, nach 700—800 Jahren schon 19 Millionen betragen. Die Abkömmlinge eines einzigen Störpaares aber würden unter gleich günstigen Verhältnissen schon in der vierten Generation eine so ungeheure Menge ausmachen, dass ihr Gewicht fast dem des ganzen Erdballes gleichkäme. Die Individuenzahl würde bei allen Geschöpfen in geometrischer Progression anwachsen, wenn dieser riesigen Vermehrung nicht Hindernisse verschiedener Art entgegenständen, vor Allem aber der Umstand, dass die vorhandene Nahrung nicht in demselben Maasse zunimmt.

Seit vielen Jahrmillionen dauert diese gewaltige Ueberproduction fort, und wir können daher mit Sicherheit annehmen, dass so viele Thier- und Pflanzenindividuen, als unter den gegebenen Verhältnissen überhaupt existiren können, auch wirklich leben; die Zahl wird örtlich, z. B. je nach der Gunst oder Ungunst eines Jahrganges, schwanken, der Hauptsache nach aber sind gewiss alle vorhandenen und erreichbaren Stellen im Haushalte der Natur besetzt, so dass ohne eine Aenderung der Bedingungen trotz der ungeheuren Menge des Nachwuchses gar keine dauernde Vermehrung stattfindet; von den Millionen von Keimsporen eines Riesenbovisten wird demnach im Durchschnitt nur einer, von den massenhaften Eiern, die ein weiblicher Stör producirt, nur zwei zur Entwicklung kommen und Nachkommenschaft hinterlassen. Nehmen wir einen Baum an, der ein Alter von 1000 Jahren erreicht, so wird es genügen, wenn in dem

ganzen Jahrtausend einer seiner Samen zur Entwicklung kommt und wieder einen erwachsenen Baum liefert, damit keine Abnahme der Individuenzahl und Häufigkeit dieser Art stattfinde. Ja grosse Fruchtbarkeit ist durchaus keine Vorbedingung grosser Häufigkeit einer Thier- oder Pflanzenform; manche in ausserordentlich grosser Menge vorhandene Typen vermehren sich ausserordentlich langsam, der Eissturmvogel, der unter allen Vögeln der Erde in grösster Zahl vorhanden zu sein scheint, legt jährlich nur ein Ei, während andere Geschöpfe trotz ausserordentlicher Fruchtbarkeit sehr selten und vielleicht dem Aussterben nahe sind.

Die Ursache, welche eine fortwährende sehr starke Vermehrung der lebenden Organismen verhindert, beruht in letzter Linie in der Unmöglichkeit, dass mehr als eine bestimmte Zahl derselben unter den gegebenen Verhältnissen existire, in der Thatsache, dass nur so viele sich erhalten können, als auf dem vorhandenen Raume nebeneinander Platz und Nahrung finden können; allein die Art und Weise, wie diese Wirkung erzielt, wie die Ueberzahl entfernt wird, ist eine ausserordentlich mannigfaltige. In der verschiedensten Weise geht die ungeheure Mehrzahl der Individuen oder Keime zu Grunde; bei den Pflanzen wird z. B. eine gewaltige Menge von Samen durch Thiere zerstört, welchen sie zur Nahrung dienen, vielleicht eine noch grössere Zahl wird dadurch vernichtet, dass sie nicht auf einen für ihr Fortkommen günstigen Boden gelangt; wo dieselben zu dicht nebeneinander stehen, da erstickt die grosse Menge der aufgehenden Keimlinge, und diejenigen, welche aufzuwachsen beginnen, werden von den verschiedensten Feinden, namentlich von Schnecken, vernichtet. Diese Gefahr haben sie auch im weiteren Wachsthum zu bestehen, andere gehen durch Frost, Hitze, Nässe, Dürre zu Grunde, andere werden durch Parasiten aus dem Thier- oder Pflanzenreich zerstört. Bei den Thieren fallen Eier und junge Individuen in unzähliger Menge gefrässigen Feinden zum Opfer, und mit wenigen Ausnahmen sind sie von solchen auch während des späteren Lebens bedroht, die klimatischen Verhältnisse wirken nicht weniger auf sie als auf die Vegetabilien, zahllose werden vom Hunger, Krankheit, von Parasiten u. s. w. hinweggerafft. Es sind das nur einzelne der nächstliegenden Beispiele, auf jedes Geschöpf lauert in jedem Momente der Tod in der mannigfaltigsten Gestalt.

Diesen Gefahren gegenüber, denen die meisten erliegen, sucht jedes einzelne Individuum sich zu erhalten, und zwar natürlich mittelbar oder unmittelbar auf Kosten der anderen, die mit ihm concurriren, und jede vortheilhafte Eigenschaft gibt dabei einen Vortheil vor den Mitbewerbern; allerdings gibt es Fälle, in denen kein Entrinnen möglich ist, in denen kein individueller Vorzug rettet; der Wind trägt von zwei Samen den einen auf gutes Erdreich, den andern auf eine harte Strasse, wo er zertreten wird und verkommt; in einem solchen Falle ist eine bessere oder schlechtere Anpassung für die Beförderung durch

Luftströmung ohne Nutzen; ein Walfisch schlingt eine ungeheure Masse Wasser, das von winzigen Organismen erfüllt ist, hinab, und die Thierchen, welche mitten in diesen Strudel gerathen, sind rettungslos verloren, mögen sie nun etwas mehr oder weniger Gewandtheit besitzen. Hier ist von einer Concurrenz kaum mehr die Rede, aber in einer grossen Menge der Fälle finden wir, dass bei dem Ringen um die Existenz eine günstige individuelle Begabung ihrem Träger Vortheil und verhältnissmässig bedeutende Wahrscheinlichkeit verleiht, sich zu erhalten und fortzupflanzen; und da die Zahl der Exemplare, welche überleben können, eine der Gesammtheit der Production gegenüber sehr beschränkte ist, so wird ein solcher Vortheil auf Kosten eines anderen oder vieler anderer Organismen sich geltend machen. So stehen alle Geschöpfe untereinander in einer Wettbewerbung der allerverschiedensten und mannigfaltigsten Art, welche Darwin mit einem berühmt gewordenen Namen als »Kampf ums Dasein« bezeichnet hat.

Man darf natürlich diesen Ausdruck, welcher die Menge so verschiedener Erscheinungen in passender und bequemer Weise kurz zusammenfassen soll, nicht in plump wörtlichem Sinne auffassen; man darf nicht nur an das Raubthier denken, das sich der widerstrebenden Beute zu bemächtigen sucht, etwa an den Tiger, der mit der Gewalt seiner Tatze und seines Gebisses den Büffel angreift, der sich mit seinem furchtbaren Gehörne vertheidigt; allerdings gehört die Beziehung zwischen dem Räuber und seiner Beute auch mit unter den Begriff des Kampfes ums Dasein, in dem Stärke, Schnelligkeit, Gewandtheit, Fähigkeit, sich zu verbergen, der Besitz specieller Waffen von Vortheil sind; allein es ist das doch nur eine ganz beschränkte Seite des Gegenstandes; ebenso gut ist in einem kalten Klima das Säugethier mit dem dichtesten Pelze vor der Strenge des Winters besser geschützt als dasjenige mit dünnerem Haarkleide, jenes hat mehr Aussicht, dem Erfrieren zu entgehen, als dieses, es ist im Kampfe gegen die Ungunst der Temperatur bevorzugt, ebenso gut wie andere Eigenschaften, welche die Ertragung von Dürre und Hitze erleichtern, dem Wüstenbewohner einen Vorzug vor seinen Concurrenten verleihen.

Auf einem Stücke Land keimt eine grosse Zahl von Samen, die jungen Pflänzchen gehen in viel grösserer Zahl auf, als sie aufwachsen können; diejenigen, welche intensiver wachsen und in Folge dessen nicht erstickt werden können, oder deren Wurzeln am besten Nahrung aus dem Boden zu ziehen befähigt sind, werden überleben und ihre Existenz auf Kosten ihrer Nachbarn erhalten. Bei Pflanzen, die in ihrer Samenbildung auf den Besuch von Insecten angewiesen sind, welche den Blumenstaub auf die Narbe der Blüthe bringen, ist diejenige begünstigt, welche durch bedeutende Honigabscheidung und lebhaft gefärbte Blüthen oder durch deren Duft die Insecten anlockt.

In solcher Weise lassen sich zahllose Beispiele anführen, in welchen der Wettbewerb der verschiedenen Organismen um die Erhaltung des Lebens und um die Möglichkeit sich fortzupflanzen auftritt; in ihr, im Kampfe ums Dasein

sehen wir vor Allem den ersten Factor, der die Zahl der Individuen auf einem Gleichgewichtszustande erhält und weit grössere Wirkung erzielt als manche andere weit augenfälligere Erscheinungen, denen man einen viel bedeutenderen Einfluss zuzuschreiben gewohnt ist. Wenn man z. B. von einem Punkte nach Norden in kältere Gegenden geht, so sieht man eine allmälige Aenderung der Vegetation eintreten, eine Pflanze um die andere verschwindet, andere stellen sich dafür ein; dieses Verhältniss scheint sich ganz einfach dadurch zu erklären, dass den einen das Klima im Norden zu kalt, den anderen im Süden zu warm ist; allein ein solcher Schluss ist nicht richtig, denn die Pflanzen, die an einer Stelle unter dem rauhen Klima frei lebend nicht fortkommen, lassen sich dort noch recht wohl im Garten halten, wenn sie hier nur vor der unmittelbaren Concurrenz mit den einheimischen Gewächsen geschützt sind, und es geht daraus hervor, dass die Pflanzen die Nordgrenze ihrer Verbreitung in der Regel nicht da finden, wo ihnen die Temperatur zu niedrig wird, sondern wo sie die Wettbewerbung mit den an die Kälte besser angepassten Pflanzen nicht mehr aushalten können.

Es waren lauter Fälle der allereinfachsten Art, welche wir hier kennen gelernt haben; bei dem Ineinandergreifen der verschiedensten äusseren Bedingungen und der Concurrenz aller Geschöpfe mit ihrer complicirten und uns oft noch ganz unvollkommen bekannten Organisation gestalten sich die Verhältnisse des Kampfes ums Dasein in überaus verwickelter Weise, dass wir dieselben in der Mehrzahl der Fälle durchaus nicht zu überblicken, in all' ihren Einzelheiten zu verfolgen im Stande sind. Jedenfalls ist aber so viel gewiss, dass die energischeste Wettbewerbung da eintritt, wo zwei Geschöpfe auf sehr ähnliche oder auf dieselben Lebensbedingungen angewiesen sind; das ist vor Allem bei den Individuen einer und derselben Art der Fall, unter diesen wird der energischeste Kampf ums Dasein herrschen, und da unter diesen, figürlich gesprochen, die Kräfte nahezu gleich sind, so wird vor Allem hier eine wenn auch geringe günstige Abänderung von sehr grossem Vortheil sein, sie wird ihrem Träger grössere Wahrscheinlichkeit geben, sich zu erhalten, Nachkommenschaft zu hinterlassen und auf diese seine vortheilhafte Abänderung zu vererben.

In diesem Vorgange sieht Darwin das mächtige Mittel, welches in der Natur dieselbe Wirkung übt, wie bei den Culturformen die Auslese der geeignetsten Individuen zur Fortpflanzung durch den Züchter; indem überall das günstig ausgestattete Exemplar im Kampfe ums Dasein überlebt, Nachkommenschaft hinterlässt und die minder gut ausgestatteten Concurrenten vor Allem innerhalb der eigenen Art verdrängt, tritt eine natürliche Zuchtwahl im grossartigsten Maassstabe ein und werden die vortheilhaften Abänderungen allmälig im Laufe vieler Generationen angehäuft, die Träger derselben breiten sich immer mehr aus, sie werden endlich alle anderen Artgenossen zum Verschwinden bringen.

Indem sich die ganze Art in dieser Richtung in einer Weise verändert, durch welche sie im Kampfe ums Dasein begünstigt ist, wird sie auch in ihrer Concurrenz mit den anderen Formen, mit welchen sie in Wechselbeziehung steht, überlegen sein, sie wird neue Stellen im Haushalte der Natur besetzen können unter Zurückdrängung der bisherigen Inhaber, wenn diese nicht gleichfalls eine entsprechende passende Abänderung erfahren haben.

Auf diesem Wege würde offenbar durch die natürliche Zuchtwahl und den Kampf ums Dasein eine stete Verminderung der Arten eintreten, da die weniger begünstigten Formen verschwinden, wenn nicht ein Ersatz dadurch geboten wäre, dass unter Umständen aus einer Art sich zwei oder mehrere neue entwickeln, und es ist die Frage, ob und in welcher Weise die Selectionstheorie diesen Fall erklärt; dass vollständig isolirte Colonien einer Form z. B. auf einer Insel eine andere Entwicklung nehmen als ihre Verwandten auf dem benachbarten Festlande, ist sehr begreiflich, ebenso dass eine sehr weit verbreitete Art in verschiedenen Grenzrevieren ihres Vorkommens eine Umgestaltung erleidet, während sie in der Mitte ihres Gebietes unverändert bleibt, wie das Kerner für die Angehörigen der Pflanzengattung *Tubocytisus* gezeigt hat,[1]) das sind Fälle, die sehr leicht verständlich sind; dagegen ist es schwieriger zu erklären, wie innerhalb eines und desselben engen Bezirkes eine Form in zwei neue zerfallen kann, welche beide von jener in verschiedenen Merkmalen abweichen.

Es lässt sich das am besten durch ein Beispiel erläutern. Ein Raubthier, etwa ein Wolf, nährt sich von sehr verschiedenartiger Beute, bald jagt er ein flüchtiges Wild, das ihm nur durch Schnelligkeit zu entrinnen vermag und einmal erreicht keinen wesentlichen Widerstand mehr leistet, bald stürzt er sich auf Heerden, auf Rinder, die sich mit ihren Hörnern energisch vertheidigen, oder auf Schafe, deren Hüter, die Hunde, zuerst überwältigt werden müssen. Unter den Wölfen wird nun derjenige, welcher besonders leicht gebaut und schnellfüssig ist, bei der Jagd entschieden im Vortheil sein und sich leichter Nahrung verschaffen; derjenige, welcher sehr stark ist, wird beim Angriff auf Herden den meisten Erfolg haben, selbst wenn er nicht so rasch vom Orte kommt als jener erste. Ein Individuum aber, welches Kraft und Schnelligkeit in mittlerem Maasse vereint, wird es weder dem Stärkeren beim Kampfe, noch dem Schnelleren auf der Jagd gleichthun können und ist daher bei knapper Nahrung dem Verhungern am meisten ausgesetzt; in der That wird aus gewissen Gegenden berichtet, dass dort zweierlei Rassen von Wölfen vorkommen, von denen die eine, leicht gebaut und rasch, dem Wilde nachstellt, die andere, plump und stark, die Heerden angreift.

---

[1]) Kerner, Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Festschrift für die 43. Versammlung deutscher Naturforscher in Innsbruck, 1869.

Ein solches Beispiel zeigt, dass in der Natur wenigstens in vielen Fällen die extremsten und am meisten voneinander abweichenden Exemplare, wie das von vorneherein zu vermuthen war, geeignet sind, möglichst verschiedene Stellen im Haushalte der Natur einzunehmen, mehr Aussicht haben sich auszubreiten und zu überleben als die in der Mitte stehenden Formen, welche verdrängt werden, so dass durch dieses »Princip der Divergenz der Charaktere« eine Spaltung einer ursprünglich einheitlichen Art in zwei voneinander verschiedene begreiflich wird.

Anpassung und Mimicry.

Welche Abänderungen für ihren Träger nützlich sein werden und in welcher Weise sie ihm Vortheil bringen, ist bei der ausserordentlich verwickelten Beschaffenheit der Wechselbeziehungen der einzelnen Organismen untereinander und zu der unorganischen Natur in der Regel schwierig zu entscheiden, ja wir sind oft ganz ausser Stande, uns ein Urtheil darüber zu bilden; jedenfalls kann dafür keine allgemeine Regel angegeben werden, sondern die Aenderung, welche in dem einen Falle nützlich ist, würde ganz sicher in einem anderen zum Schaden gereichen; der lange Hals ist der Giraffe, welche die Blätter und Zweige von Bäumen abweidet, von Vortheil, und wenn Futtermangel eintritt, wird das Individuum mit dem längsten Halse noch Aeste erreichen und abweiden können, welche den anderen unzugänglich sind; dagegen würde dieselbe Abänderung bei einem Säugethier, das wie das Schwein mit seinem Rüssel in der Erde wühlt, das einen kurzen, starken Nacken braucht, gewiss sehr nachtheilig wirken; der eigenthümliche Bau der Thiere oder der Pflanzen, noch weit mehr aber die Verhältnisse, unter welchen sie leben, entscheiden hierüber, diesen letzteren vor Allem muss die Variation entsprechen, wenn sie im Kampfe ums Dasein von Nutzen sein soll, und die durch die natürliche Zuchtwahl erworbenen Charaktere müssen daher zunächst in der Form von A n p a s s u n g e n an die Bedingungen und Bedürfnisse des Lebens hervortreten.

Solche Anpassungen der schönsten Art begegnen uns auch in der That auf Schritt und Tritt, ja es gibt kein Geschöpf, an dem wir dieselben nicht bewundern könnten; eine Darstellung dieser Verhältnisse würde uns hier viel zu weit führen, es genügt ja zu betrachten, wie der ganze Bau eines beliebigen Geschöpfes mit seiner Lebensweise und Umgebung in bester Harmonie steht, irgend ein Organ zu untersuchen, vom Auge des Säugethieres bis zu den Haken, mit denen ein parasitisches Thier sich an seinen Wirth klammert, den Huf des Pferdes, den Scharrfuss des Maulwurfs, den Flügel des Vogels oder die Flosse des Fisches, die Farbenpracht, den Duft der nektarabsondernden Blumen, wodurch die zur Befruchtung unentbehrlichen Besuche der Insecten herbeigelockt werden, jeder Blick in die Natur lehrt uns zahllose solche Verhältnisse kennen.

Allerdings liegt darin kein Beweis für die Entstehung der verschiedenen Formen der Organismen durch allmälige Veränderung, denn auch wenn jede von ihnen einzeln geschaffen wäre, müsste sie doch zweckmässig organisirt und angepasst sein, um überhaupt existiren zu können. Wenn aber, wie wir gesehen haben, die allmälige Umänderung einmal bewiesen ist, dann liefert jede einzelne Anpassung einen Beleg für die Selectionstheorie, für die Thätigkeit der natürlichen Zuchtwahl, denn keine andere Erklärungsweise vermag diese zu deuten, ohne in zahllosen Fällen die Einwirkung einer ausserhalb der Natur stehenden Kraft anzunehmen, oder ohne zu unverständlichen und keinerlei Erklärung enthaltenden Worten, wie innerer Bildungstrieb u. s. w., seine Zuflucht zu nehmen.

Ganz besonders ist das bei gewissen Eigenthümlichkeiten der Fall, bei schützenden Aehnlichkeiten gewisser Thier- und Pflanzenformen und bei dem damit verwandten Auftreten von Trutz- und Widrigkeitszeichen. Es ist eine auffallende Thatsache, dass eine Menge von Formen eine Färbung besitzen, welche derjenigen ihres Aufenthaltsortes auffallend ähnlich ist; jedermann kennt die grüne Färbung bei einer Menge von blattbewohnenden Insecten; unter den Thieren des hohen Nordens sind sehr viele weiss wie der Schnee, während die Wüstenformen meist das graubraune Colorit des sandigen Bodens besitzen; natürlich wird es dadurch jedem dieser Thiere leichter, sich zu verbergen, schon auf kurze Strecken heben sie sich vom Untergrunde nicht mehr ab, sie entgehen dadurch den Nachstellungen ihrer Feinde, oder die Räuber unter ihnen sind leichter im Stande, ihre Beute zu beschleichen. Neben diesen einfachsten Fällen finden wir andere von verwickelterer Natur, Aehnlichkeiten mit einem bestimmten Gegenstande der leblosen Natur, die sehr häufig mit dem Triebe verbunden ist, sich im Augenblicke der Gefahr in jene Umgebung zurückzuziehen, in welcher diese eigenthümliche Ausbildung der Gestalt wirklichen Schutz bringt; zu den bekanntesten Beispielen dieser Art gehört das »wandelnde Blatt«, ein Insect aus der Ordnung der Geradflügler oder Orthoptera, dessen wunderbare Nachahmung eines Blattes bekannt ist, oder das »Stockinsect«, welches in der merkwürdigsten Weise einem mit Moosen und Flechten bewachsenen Stück Holz gleicht. Wallace, dem wir überhaupt weitaus die meisten Beobachtungen über diesen Gegenstand verdanken, schildert den Blattschmetterling auf Sumatra; wenn dieser sich, wie es seine Gewohnheit ist, zwischen welke Blätter setzt, so ist er von diesen kaum zu unterscheiden, und man übersieht ihn in der Regel, selbst wenn man sich die Stelle gemerkt hat, wo er sitzt.

Einen ähnlichen Fall habe ich vor einer Reihe von Jahren in den Alpen beobachtet; bei geologischen Untersuchungen im unteren Innthale in Tirol stieg ich einmal den Zunderberg bei der Stadt Hall direct von seiner sehr steilen südlichen Seite an; es war eine anstrengende und lästige Kletterpartie, bei der

ich mich über die übereinander aufsteigenden Felsstufen an den zähen Zweigen der Legföhren hinaufzog. Eben griff ich nach einem neuen Busche, der gerade in der Höhe meines Kopfes war, als ich daran ein Spinnengewebe und darin eine kleine graubraune Spinne sah; auszuweichen war an dieser unbequemen Stelle schwer möglich, ich musste das Netz zerreissen und wollte durch leichtes Schütteln des Busches dem bedrohten Thiere ein Signal zur Flucht geben. Im Momente, in welchem sie die Erschütterung fühlte, stürzte die Spinne aus ihrem Gewebe und rannte mit grösster Hast auf einen der Blüthenstände der Legföhre zu und kauerte sich hier ganz ruhig mit eingezogenen Beinen und den Kopf versteckt zwischen die kleinen Föhrenzäpfchen, denen sie nun so täuschend ähnlich sah, dass sie mir entgangen wäre, wenn ich nicht ihren Weg scharf verfolgt hätte.

Ganz im Gegensatze dazu finden wir, dass manche Thiere, welche entweder mit gefährlichen Waffen versehen sind oder wegen ihres widerlichen Geruches und Geschmackes nicht gefressen werden, sich durch grelle, auffallende Farben auszeichnen, sie tragen dieselben als »Trutz- und Widrigkeitszeichen«. So sind die Wespen durch ihren gelb und schwarz geringelten Hinterleib ausgezeichnet, gewisse Giftschlangen tragen korallrothe Farbe, die Marienkäferchen *(Coccinella)* und viele Wanzen, die durch ihren üblen Geruch geschützt sind, haben ein bunt leuchtendes Kleid u. s. w. Der Nutzen einer solchen weithin sichtbaren Auszeichnung ist leicht verständlich; wären sie von anderen, wehrlosen und wohlschmeckenden Thieren nicht leicht zu unterscheiden, so würden z. B. Wanzen, Marienkäfer, Wespen von insectenfressenden Thieren aufgegriffen; diese würden zwar dann den widerlichen Bissen nicht verschlingen, aber wahrscheinlich würde z. B. der erste Schnabelhieb eines Vogels getödtet oder wenigstens schwer beschädigt haben. Ist aber das weithin sichtbare »Widrigkeitszeichen« vorhanden, so werden die Feinde sehr bald merken, dass da keine geniessbare Beute zu suchen ist, und dessen Träger nicht nachstellen.

Der Schutz, den diese grell gefärbten Thiere geniessen, wird aber auch anderen zukommen können, welche ihnen ähnlich sind; die Feinde werden dieselben nicht unterscheiden und ebenfalls verschonen, vorausgesetzt, dass die widerlich schmeckende oder gefährlich bewaffnete Art bedeutend häufiger ist als die ihr ähnliche, welche diese Eigenschaft nicht besitzt. Dadurch wird jene merkwürdige Erscheinung hervorgerufen, welche man mit dem Namen der Mimicry oder Nachäffung bezeichnet und welche darin besteht, dass ein durch seine Ungeniessbarkeit gesichertes Thier von einem andern copirt wird; es wird diese oft ganz täuschende Aehnlichkeit durch natürliche Zuchtwahl hervorgebracht, wenn ursprünglich auch nur eine ganz oberflächliche Aehnlichkeit vorhanden war, indem diejenigen Individuen der schutzlosen Art, welche der geschützten im Aussehen am nächsten kamen, stets die meiste Aussicht hatten, ihren Verfolgern zu entkommen.

In der That ist eine bedeutende Zahl solcher Fälle bekannt; so werden z. B. die giftigen Korallenschlangen *(Elaps)* Südamerikas von ungiftigen Schlangen copirt. Bei Weitem am häufigsten kommen aber Beispiele unter den Insecten vor; in unseren Gegenden ahmen z. B. gewisse Schmetterlinge, die Sesien, und die Wespenböcke *(Clytus)* unter den Käfern, die mit ihrem gefährlichen Stachel bewehrten Wespen nach.

Die ersten Beobachtungen dieser Art wurden besonders von Bates und dann von Wallace an gewissen Schmetterlingen Brasiliens gemacht. Es gibt in Südamerika eine ausgedehnte Familie von Schmetterlingen, die Heliconiden, welche in allen waldigen Theilen der amerikanischen Tropen ausserordentlich häufig vorkommen; sie unterscheiden sich durch sehr verlängerte Flügel, Körper und Fühler und sind ausserordentlich schön und verschiedenartig von Farbe. Sie halten sich hauptsächlich in Wäldern auf und fliegen alle sehr langsam und schwach; allein obgleich sie so auffallend sind und sicher von allen insectenfressenden Vögeln leichter als fast alle anderen Insecten gefangen werden könnten, so zeigt doch ihre grosse Ueberfülle und ihr weiter Verbreitungsbezirk, dass sie nicht so verfolgt werden. Sie besitzen einen stark stechenden Geruch, welcher alle Flüssigkeiten ihres Körpers durchzieht, und hierin haben wir wahrscheinlicherweise die Ursache ihrer Sicherheit vor Angriffen.

Dadurch lernen wir nun die Eigenthümlichkeiten der Heliconier verstehen: ihre Ueberfülle, ihren langsamen Flug, ihre bunten Farben und die gänzliche Abwesenheit von schützenden Tinten auf der Unterseite ihrer Flügel. Das Resultat des Schutzes ist gewesen, dass, da keine Thiere vorhanden waren, vor denen sie zu fliehen gehabt hätten, keine Säuberung von langsamen Fliegern stattfand, und da ferner nichts vorhanden gewesen ist, vor dem sie sich zu verbergen gehabt hätten, kein Aussterben der prächtig gefärbten Varietäten erfolgte, keine Erhaltung solcher, welche dahin neigten, sich der äusseren Umgebung zu assimiliren.

Betrachten wir nun, welches die Wirkungen eines solchen Schutzes sein müssen. Tropische insectenfressende Vögel sitzen sehr häufig auf abgestorbenen Zweigen sehr hoher Bäume oder auf solchen, welche Waldpfade überhängen, schauen emsig umher und fliegen von Zeit zu Zeit auf, um ein Insect in beträchtlicher Entfernung zu ergreifen, welches sie dann an ihrem Stationsplatze verzehren. Wenn ein Vogel damit begann, die langsam fliegenden, auffälligen Heliconier zu fangen, und sie stets so unangenehm fand, dass er sie nicht essen konnte, so wird er wohl nach sehr wenigen Versuchen aufgehört haben, sie zu fangen, und ihre ganze Erscheinungsweise, ihre Form und Farbe und ihre Art zu fliegen ist so eigenthümlich, dass darüber kein Zweifel sein kann, dass Vögel sie bald schon von Weitem zu unterscheiden lernen und niemals ihre Zeit mit Verfolgung derselben verbringen werden. Unter diesen Umständen ist es einleuchtend, dass irgend ein anderer Schmetterling einer Gruppe, welche Vögel

wohl zu verzehren gewohnt sind, fast ebenso gut geschützt sein würde, wenn er einer Heliconide äusserlich ähnlich wäre, als wenn er auch ihren unangenehmen Geruch besässe, vorausgesetzt, dass nur einige wenige von ihnen unter einer Menge von Heliconiden sind. Wenn die Vögel die zwei Arten äusserlich nicht unterscheiden können und im Durchschnitt nur ein essbarer Schmetterling unter fünfzig ungeniessbaren vorkommt, so würden sie bald aufhören, nach essbaren zu suchen, selbst wenn sie wüssten, dass solche vorhanden sind.

Dieser hypothetische Fall ist nun in Südamerika verwirklicht. Unter den weissen Schmetterlingen, welche die Familie der Pieriden bilden, gibt es eine Gattung *(Leptalis)*, von welcher einige Arten weiss sind wie ihre Verwandten, während die grössere Zahl in Form und Farbe der Flügel genau den Heliconiern gleicht; und obwohl beide Abtheilungen in charakteristischen Merkmalen total voneinander verschieden sind, so ist doch die äussere Aehnlichkeit eine so ausserordentliche, dass erst eine genaue Untersuchung die Unterschiede erkennen lässt. Da nun diese *Leptalis*-Arten an denselben Orten vorkommen wie die Pieriden und sehr viel seltener sind als diese, so existirt kaum eine Möglichkeit, dass sie von ihren Feinden herausgefunden werden.[1])

Rudimentäre Organe.

Solche Erscheinungen zu erklären ist nur die Selectionstheorie im Stande, keine andere Annahme kann von einer derartigen Richtung der allmäligen Aenderung Rechenschaft geben; aber nicht nur jede andere Form der Abstammungslehre steht diesen und anderen Anpassungen rathlos gegenüber, in gewissen Fällen sehen wir auch Verhältnisse, die selbst denjenigen, welcher in jeder einzelnen Art eine selbstständige Schöpfung sieht, zu ganz unmöglichen Folgerungen führen müssten. Es tritt das ein, wenn eine Art eine ganz specielle Anpassung in ihrem Baue zeigt, eine Anpassung an ganz besondere Verhältnisse, unter denen sie aber nicht lebt. Vom Standpunkte der Darwin'schen Lehre wird man es begreifen können, wenn eine Art sich einer neuen Lebensweise anbequemt, ohne die Anpassungsmerkmale, soferne sie nicht schädlich sind, sofort zu verlieren, welche ihre Vorfahren in früherer Zeit unter anderen Existenzbedingungen erworben hatten. Für die Schöpfungstheorie aber ist es ein vollkommener Widerspruch, eine Unmöglichkeit, dass ein Vogel, der, wie der Fregattvogel und die Hochlandsgans, nie oder fast nie ins Wasser geht, Schwimmfüsse hat, oder dass ein Vogel *(Colaptes)*, der die wunderbare Anpassung des Spechtes an das Klettern und den Insectenfang auf Bäumen in Schnabel, Zehen und Schweif an sich trägt, nie von diesen Eigenschaften Gebrauch macht, sondern in Erdhöhlen nistet.

---

[1]) Stark gekürzt, nach Wallace.

Zu demselben Ergebnisse führen uns andere sehr merkwürdige Erscheinungen, die wir vielfach an den sogenannten rudimentären Organen beobachten; man versteht darunter solche Theile, welche so schwach entwickelt sind, dass sie die ihnen zukommende Function nicht ausüben können; dieselben sind in Folge dessen entweder ganz nutzlos oder sie haben irgend eine ihnen vermöge ihrer morphologischen Ausbildung nicht zukommende Function übernommen. Die Zahl solcher Vorkommnisse ist eine überaus grosse, und es genügt daher, nur einige der bezeichnendsten hier anzuführen. Eines der auffallendsten Beispiele liefern uns die Vögel aus der Verwandtschaft der Strausse, welche nicht fliegen; sie haben nur schwache Andeutungen von Flügeln, am stärksten beim Strauss; weit schwächer sind sie beim Casuar, bei dem wir äusserlich nur die Kiele einiger Schwungfedern als bedeutungslose Rudimente sehen. Beim Pferde ist an jedem Fusse nur eine Zehe kräftig entwickelt, welche die Stütze des Körpers bildet, aber daneben sind noch Spuren von zwei weiteren Zehen vorhanden, die den Boden nicht berühren und ohne Function sind. Bei den Bartenwalen, welche keine Zähne besitzen, zeigen sich in der Jugend Zahnkeime, und auch die Schneidezähne des Oberkiefers bei Wiederkäuern sind als Keime vorhanden, ohne zum Durchbruch zu gelangen. In den grossen Meerestiefen hat man eine Anzahl blinder Krebse gefunden und unter ihnen auch solche, welche zwar die Augen verloren haben, aber noch die Ansatzstelle für die Augenstiele zeigen. Bei vielen Insecten treten verkümmerte Flügel auf, welche nicht zum Fluge dienen u. s. w. Auch der Mensch trägt eine Reihe solcher rudimentärer Organe an sich; eines derselben sind Andeutungen jener Muskeln, welche bei anderen Säugethieren die Ohren bewegen, ferner das sogenannte *Platysma myoides,* ein am Nacken gelegener schwacher Hautmuskel, ein unbedeutendes Ueberbleibsel des grossen Muskels *(Panniculus carnosus)*, durch welchen die Thiere ihre Haut in zuckende Bewegung zu versetzen im Stande sind.

Zunächst ist es klar, dass eine vernünftige Erklärung solcher Erscheinungen nur durch die Annahme einer Veränderung möglich ist; es wäre vom Standpunkte der unabhängigen Schöpfung durchaus unverständlich, warum ein blinder Krebs Augenstiele, ein Wal Zahnkeime im Kiefer erhalten haben sollte. Der Vorgang erklärt sich dadurch, dass ein Organ, wenn es aufhört, gebraucht zu werden, eine Rückbildung erfährt, wie das später eingehender besprochen werden soll. Dieser Vorgang wird durch die natürliche Zuchtwahl begünstigt, weil durch Schwächung überflüssiger Theile Nahrung erspart wird. Wenn daher irgend eine Form unter neue Verhältnisse kommt oder ihre Lebensweise ändert, so dass ein Organ nicht mehr gebraucht wird, so wird dieses im Laufe langer Zeit rückgebildet, es wird rudimentär; ja wir dürfen in den vorhin angeführten Fällen, in welchen ein nicht functionirender Theil vollständig ist, mit Sicherheit annehmen, dass hier die Aenderung der Lebensweise erst vor verhältnissmässig kurzer Zeit eingetreten ist, so dass die Reduction noch nicht hat eintreten

können. Die Formen mit rudimentären Organen müssen also als die abgeänderten Nachkommen von Vorfahren betrachtet werden, bei welchen die betreffenden Theile in Thätigkeit und wohl ausgebildet waren.

Speciell für die Selectionstheorie sind jene häufigen Fälle von allergrösster Bedeutung, in welchen die rudimentären Organe nicht functionslos sind, sondern eine ganz andere Function ausüben, als ihnen vermöge ihrer morphologischen Entwicklung zukommt; bei gewissen Schlangen sind z. B. die Hinterfüsse nicht ganz verschwunden, sondern als schwache »Afterklauen« vorhanden, die als Hilfsorgane bei der Begattung dienen; die Flügel des Pinguins sind zum Fliegen durchaus ungeeignet und dienen als Ruder; die Schale des bekannten Papiernautilus *(Argonauta)* ist nicht mehr ein Schutzorgan oder ein hydrostatischer Apparat wie bei anderen Cephalopoden, sondern sie dient als ein nur beim Weibchen vorhandener Aufbewahrungsort für die Eier. Gerade diese Erscheinungen sind nur als durch die natürliche Zuchtwahl erklärbare Anpassungen zu deuten, und jeder Versuch, sie etwa durch ein inneres Entwicklungsgesetz oder in ähnlicher Weise zu erklären, ist durchaus unmöglich und widersinnig.

Morphologische Charaktere; Correlation; sexuelle Zuchtwahl.

Solche Verhältnisse zwingen in der That zu der Annahme, dass die natürliche Zuchtwahl im Kampfe ums Dasein einen ausserordentlich wichtigen Factor für die Gestaltung der Organismenwelt darstellt; ihrer Wirksamkeit muss die Befestigung und Anhäufung aller ihrem Träger nützlichen, aller sogenannten Anpassungscharaktere zugeschrieben werden. Allein neben diesen kommen bei den verschiedensten Organismen auch viele Eigenthümlichkeiten vor, welche keinerlei Vortheil gewähren, welche vollständig gleichgiltig, ja unter Umständen sogar gefährlich und schädlich erscheinen. Allerdings ist man in Folge der ausserordentlich unvollkommenen Kenntniss der Lebensweise der Thiere und Pflanzen und ihrer Wechselbeziehungen untereinander und zu der umgebenden Natur in der Regel viel zu rasch mit dem Schlusse bei der Hand, dass diese oder jene Eigenschaft nutzlos sei; in sehr vielen Fällen hat genaueres Studium eine solche Ansicht widerlegt und wird noch künftig zeigen, dass eine Menge scheinbar bedeutungsloser Charaktere in Wirklichkeit doch für das Leben von Wichtigkeit sein können: so hat man z. B. gefunden, dass die scheinbar vollständig gleichgiltigen feinen Zeichnungen auf den Schuppen der Schlangen mit dem Häutungsvorgange im innigen Zusammenhange stehen u. s. w. Trotzdem wird es kaum von irgend einer Seite geleugnet, dass Merkmale vorkommen, welche ihrem Träger keinerlei Nutzen bringen. Dahin mögen z. B. zu rechnen sein viele Verschiedenheiten in der bunten Farbenzeichnung von Muscheln und Schnecken des Meeres, welche, unter einer dicken Epidermis verborgen, gar nicht sichtbar sind, die Färbung von Thieren, welche in den licht-

losen Tiefen des Oceans leben, die Anordnung der Blätter der Pflanzen um die Achse u. s. w.

Solche Merkmale, die man mit einem nicht sehr glücklichen Ausdrucke als »morphologische Charaktere« bezeichnet hat, können natürlich nicht unmittelbar durch die natürliche Zuchtwahl hervorgebracht sein, und es drängt sich daher die Frage auf, wie derartige Vorkommnisse sich erklären lassen. In erster Linie ist hier die Erscheinung von Wichtigkeit, dass in der Mehrzahl der Fälle nicht nur ein einzelnes Organ in irgend einer Richtung abändert, sondern dass in der Regel jede Variation eines Körpertheiles mehr oder weniger streng gesetzmässig auch von solchen in anderen Organen begleitet ist. Es ist das eine erfahrungsmässig feststehende Thatsache, die zu erklären wir allerdings meistens nicht im Stande sind; in den einfachsten Fällen können wir allerdings die Ursachen einer solchen »Correlation« der Abänderungen leicht einsehen; wird z. B. ein Organ vergrössert oder verkleinert, so kann es natürlich eben dadurch rein mechanisch eine Formänderung der unmittelbar anstossenden Theile veranlassen; so klar liegen aber die Sachen nur selten, und wir müssen die Thatsache einfach hinnehmen, ohne sie erklären zu können. Symmetrische Theile, die bei Thieren zu beiden Seiten des Körpers auftreten, z. B. beide Vorderextremitäten ändern fast immer in der gleichen Weise ab; dasselbe gilt, wenn auch nicht ganz so allgemein, überhaupt von gleichartigen, homologen Organen, z. B. von den verschiedenen Fusspaaren der Insecten. Allein auch scheinbar durchaus voneinander unabhängige Organe finden sich oft in Correlation; so sind Aenderungen an den Beinen bei den Insecten in der Regel auch von solchen an den Kiefern begleitet; Tauben mit befiederten Füssen haben eine Spannhaut zwischen den Zehen, ganz weisse Kater mit blauen Augen sind stets taub; unbehaarte Hunde haben ein unvollständiges Gebiss u. s. w.

Es wäre ganz überflüssig, eine grosse Menge von Fällen aufzuzählen; es genügt hervorzuheben, dass Aenderungen eines Organes in sehr vielen Fällen correlativ solche anderer mit sich bringen; wenn nun das eine dieser neuen Merkmale nützlich ist und in Folge dessen durch natürliche Zuchtwahl fixirt und gehäuft wird, so ist es natürlich, dass dabei auch alle mit jenem in Correlation stehenden Abweichungen gleichzeitig mit in den Kauf gehen, und wir sehen auf diese Weise die Möglichkeit gegeben, dass auch gleichgiltige Eigenschaften durch die Selection erworben und festgehalten werden.

Eine andere Art von Eigenschaften, deren Erklärung Schwierigkeiten bietet, sind die sogenannten secundären Geschlechtscharaktere; wir verstehen darunter alle jene Merkmale, welche die beiden Geschlechter unterscheiden, ohne mit der Fortpflanzung unmittelbar in Verbindung zu stehen; hierher gehört also der Bart des Mannes, das lange Haar der Frau, die Mähne des Löwen, das Geweih des Hirsches, das bunte Federkleid, der Gesang bei den Männchen vieler Vögel, die mächtigen Kiefer der Hirschkäfer u. s. w. Diese Merkmale können

nicht durch die gewöhnliche Art der natürlichen Zuchtwahl entstanden sein, da sie sonst bei beiden Geschlechtern vorhanden sein müssten, und da überdies manche derselben, wie z. B. das bunte Kleid der Vögel, ihre Träger direct in Gefahr bringen; zur Erklärung derselben dient, dass die beiden Geschlechter in vielen Abtheilungen des Thierreiches eine Auswahl treffen; das schönste Männchen zieht das Weibchen an, bei den Singvögeln locken die Männchen Genossinnen durch ihren Gesang, in anderen Fällen kämpfen Männchen um den Besitz des Weibchens, oder die letzteren müssen von den ersteren gehascht und festgehalten werden; natürlich werden auch Eigenthümlichkeiten, welche in dieser Richtung einen Vorzug geben, vererbt und gehäuft, und es kann dadurch eine Reihe von Eigenthümlichkeiten erklärt werden; ja eine Reihe von Erscheinungen macht es sogar wahrscheinlich, dass auf diese Weise ursprünglich nur von dem einen Geschlechte erworbene Charaktere allmälig auch auf das andere vererbt werden können.

So treffend diese Erklärung für viele Fälle ist, so hat man doch mit Recht darauf aufmerksam gemacht, dass dieselbe unzureichend ist, um alle secundären Geschlechtscharaktere zu erklären; es ist in neuerer Zeit wahrscheinlich gemacht worden, dass hier noch ein zweiter Factor mit ins Spiel kommt, indem manche der secundären Geschlechtscharaktere in Correlation mit hervorragender Fortpflanzungsfähigkeit zu stehen scheinen, sogenannte Kraftzeichen darstellen und in Folge dessen fixirt werden.

Vervollkommnung.

Wir haben Darwin's berühmte Selectionstheorie hier wenigstens in ihren allerwesentlichsten Zügen kennen gelernt; die Mehrzahl der Naturforscher ist jetzt von dem Stattfinden einer allmäligen Umänderung überzeugt; die meisten erkennen auch der natürlichen Zuchtwahl bei dem Zustandekommen der Veränderung eine bedeutende Rolle zu, bezüglich des Umfanges ihrer Wirksamkeit aber herrscht mannigfache Meinungsverschiedenheit; während der Schöpfer der Theorie ursprünglich in der Selection so ziemlich das einzig wirksame Mittel sah und darin von vielen gefolgt wurde und noch wird, hat Darwin später sich zu der Ansicht bekannt, dass noch andere Kräfte bei der Anhäufung und Befestigung der Abänderungen thätig seien; andere nehmen bald mehr, bald weniger gewichtige Einwirkungen anderer Art an, und es wird nothwendig, uns wenigstens über einige dieser Anschauungen zu orientiren, welche von besonderer Bedeutung sind.

Besondere Berücksichtigung verdient die Annahme eines Vervollkommnungsgesetzes, welches von einer Reihe ausgezeichneter Forscher gemacht wird; es ist allerdings einigermaassen schwierig, dieser Auffassung gerecht zu werden, da unter demselben Namen von den verschiedensten Seiten sehr Verschiedenes

verstanden wird. Soll in demselben nur die Thatsache Ausdruck finden, dass von den ersten Anfängen des organischen Lebens mit den tiefststehenden einzelligen Wesen so ziemlich auf allen Gebieten ein Fortschritt, eine Vervollkommnung stattgefunden hat, und dass dieser Vorgang in den jeweils höchststehenden Abtheilungen sowohl im Thier- als im Pflanzenreich ein fortwährend dauernder war, und wenn diese Erscheinung als eine gesetzmässig bedingte erklärt wird, so lässt sich dagegen vernünftigerweise nicht das Geringste einwenden. Allein von anderer Seite wird das Vervollkommnungsgesetz wesentlich anders gefasst; es wird angenommen, dass Vervollkommnung durch die Selectionstheorie überhaupt nicht erklärbar sei, und dass diese durch eine allen Organismen innewohnende Tendenz zur Vervollkommnung hervorgebracht werde. Eine solche Anschauung kann aus doppeltem Grunde nicht gebilligt werden, einerseits, weil die paläontologische Entwicklung mit ihren Voraussetzungen nicht übereinstimmt, andererseits, weil sie überflüssig ist und das Auftreten höher entwickelter Formen sich auch ohne dieselbe aus der natürlichen Zuchtwahl ergibt.

Um diesen Ausspruch zu begründen, müssen wir in erster Linie feststellen, worin denn der Fortschritt besteht, den wir in der Entwicklung der Lebewelt sehen; wenn die Annahme der Abstammungslehre richtig ist, dass alle Formen von niedrigen, einzelligen Organismen abstammen, dann macht sich natürlich in allen höheren Thieren und Pflanzen, die ja die grosse Mehrzahl bilden, den ursprünglichen Stammformen gegenüber ein Fortschritt zum Höheren geltend; allein wenn diese Erscheinung die Folge einer allen Organismen innewohnenden Tendenz zur Vervollkommnung sein sollte, so müsste man auch finden, dass fortwährend, soweit eine Prüfung auf paläontologischem oder ontogenetischem Wege möglich ist, innerhalb aller Abtheilungen ein steter Fortschritt vorhanden sei. Diese Folgerung wird auch von den Vertretern des Vervollkommnungsprincipes vollständig anerkannt, und der bedeutendste unter ihnen, Nägeli, kommt auch ganz folgerichtig zu der Ansicht, dass die Anwesenheit einzelliger Organismen in der Jetztwelt nur dadurch erklärt werden könne, dass solche sich durch Urzeugung fortwährend neu bilden.

Wenn wir nun aber die thatsächlichen Verhältnisse prüfen, so erhalten wir ein durchaus anderes Bild; die höchst entwickelten Abtheilungen der Pflanzen sowohl als der Thiere sind allerdings erst allmälig und spät erschienen; Blüthenpflanzen fehlen den ältesten Ablagerungen noch, und unter ihnen erscheinen die niedrigeren Abtheilungen der Gymnospermen (Nadelhölzer, Sagopalmen) früher als die Angiospermen; bei den Thieren haben wir im Silur von Wirbelthieren nur Fische, in der Kohlenformation erscheinen Amphibien, in der permischen Formation stellen sich Reptilien ein, und noch später in der Trias folgen Säugethiere in der noch niedrigen Form der Beutelthiere; das Auftreten der grossen Hauptabtheilungen der höchstorganisirten Wesen im Pflanzen-

und Thierreiche entspricht daher dem Vervollkommnungsgesetze. Allein sowie man die Sache weiter verfolgt, stösst man auf zahllose Widersprüche.

Von den niedrigsten Formen, den einzelligen Protozoen, lässt sich überhaupt nichts Bestimmtes behaupten, und ebenso ergibt auch eine Untersuchung der Spongien oder Seeschwämme keinen Anhaltspunkt, um einen Fortschritt von der Silurzeit bis heute anzunehmen, ja in dem Umstande, dass die geologisch ältesten Kieselschwämme alle frei, die jüngeren festgewachsen sind, könnte man eher einen Rückschritt auf diesem Gebiete suchen. Bei den Nesselthieren, welche Quallen und Polypen umfassen, können wir nach den Untersuchungen von Nathorst kaum daran zweifeln, dass die ältesten bekannten Vertreter in altcambrischen Schichten zu den hochorganisirten Medusen gehören, während die niedriger gebauten Korallen u. s. w. erst seit dem Silur bekannt sind, was allerdings deren frühere Existenz keineswegs ausschliesst. Unter den Korallen selbst sehen wir geradezu einen Rückschritt, indem die zweiseitig symmetrisch gebauten und daher höheren vierzähligen Formen den strahlig gebauten sechszähligen Korallen vorausgehen und von diesen später ersetzt werden. Bei den Echinodermen dagegen kann man wieder einen allgemeinen Fortschritt erkennen; die höchststehenden Classen, Seeigel und Seegurken, treten zuletzt auf, und wenigstens bei den Seeigeln lässt sich auch innerhalb der Classe eine stete Fortbildung zum Höheren wahrnehmen.

Bei den Moosthierchen oder Bryozoen lässt sich ein allmäliger Fortschritt wahrscheinlich machen, dagegen ist ein solcher bei der verwandten uralten Abtheilung der Brachiopoden nicht zu behaupten; denn wenn bei diesen auch die geologisch jüngere Gruppe der *Testicardines* durch den Besitz eines Schlosses an der Schale, ferner durch die höhere Entwicklung des Nervensystems, vielleicht auch durch den Besitz eines Herzens den geologisch älteren *Ecardines* überlegen sind, so haben doch diese ihrerseits in dem Auftreten eines Afters ein sehr wichtiges Merkmal höherer Entwicklung voraus.

Unter den echten Weichthieren sehen wir das merkwürdige Verhältniss, dass die Classe der Schnecken, so weit unsere Kenntnisse reichen, zuerst auftritt vor den niedrigeren Muscheln sowohl als vor den höheren Kopffüsslern oder Cephalopoden; innerhalb dieser einzelnen Abtheilungen finden wir bei den Muscheln zwar einen Fortschritt insoferne, als die Formen mit Mantelbucht, welche die höchste Stellung einnehmen, von früher Zeit bis heute in steter Zunahme begriffen ist; aber auf der anderen Seite sehen wir auch, dass die einmuskligen Muscheln, welche die niedrigste Organisation zeigen, unter den grossen Hauptabtheilungen der Classe zuletzt auftreten, und namentlich die Austern, die niedrigsten von allen, erscheinen mit ihrer durch Anheftung heruntergekommenen Organisation verhältnissmässig erst sehr spät. Bei den Schnecken ist ein Fortschritt gewiss; bei den Cephalopoden wird ein solcher zwar in der Regel behauptet, aber ohne hinlänglichen Beweis, indem diese An-

nahme sich auf die willkürliche Voraussetzung stützt, dass die fossilen schalentragenden Cephalopoden der frühen Vorzeit eben so gebaut waren wie der jetzt lebende Nautilus, von welchem es manche Beobachtungen wahrscheinlich machen, dass er einen rückschreitenden Typus darstellt.

Unter den Krebsthieren treten die hochorganisirten zehnfüssigen Krebse verhältnissmässig spät auf, doch ist kein Beweis vorhanden, dass sie auf einer vollkommeneren Stufe stehen als die riesigen Eurypteriden der paläozoischen Zeit; abgesehen davon aber sehen wir gerade bei den Crustaceen die auffallendsten Beispiele einer rückschreitenden, vom Höheren zum Niedrigeren sich bewegenden Entwicklung, wie die überaus unvollkommenen parasitischen Copepoden und Cirrhipedier beweisen, von denen manche Gliedmassen und Mundtheile verlieren und deren Körper zur Form eines ungegliederten Schlauches oder Sackes herabsinkt.[1])

Die Wirbelthiere schmiegen sich zwar, wie wir oben gesehen haben, in ihren grossen Hauptzügen den Forderungen des Vervollkommnungsgesetzes an, aber in den Einzelheiten finden wir auch hier bedeutende Widersprüche; so sehen wir bei den Knochenfischen oder Teleostiern, der jüngsten Ordnung der Fische, zwar den Typus der Classe am extremsten und reinsten ausgebildet, aber was Höhe der Organisation betrifft, bleiben sie entschieden hinter den weit älteren Selachiern und Ganoiden zurück. Selbst unter den Säugethieren stellen die Wale, Seekühe, Seehunde und aller Wahrscheinlichkeit nach auch die Edentaten (Faulthiere, Gürtelthiere u. s. w.) rückschreitende Typen dar.

So zeigt ein rascher Ueberblick über die grossen Hauptzüge, dass zwar in einer Anzahl von Abtheilungen ein Fortschritt zum Vollkommeneren stattgefunden hat, aber in anderen Gruppen fehlt jeder Anhaltspunkt zur Annahme eines solchen, und in wieder anderen begegnen wir einem entschiedenen Rückschritte; diese Thatsachen stehen in unlösbarem Widerspruche zur Annahme eines allen Geschöpfen innewohnenden Vervollkommnungstriebes, welcher ein fortwährendes Weiterschreiten in der Höhe der Organisation auf allen Hauptgebieten fordert. Ebenso liefert die paläontologische Geschichte noch eine zweite Erscheinung, welche ebenso entschieden gegen die genannte Annahme spricht; wir finden nämlich, dass eine Anzahl von Gattungen sich von den uralten cambrischen und silurischen Zeiten an ohne irgend wesentliche Aenderung erhalten haben, wie z. B. *Lingula, Discina, Crania, Rhynchonella,* manche Gastropoden, Muscheln u. s. w.

Sehen wir nun die Hypothese eines den Organismen innewohnenden Triebes zum Fortschritte widerlegt, so bleibt doch die Frage zu erwägen, wie denn dann die höheren Formen sich aus den niedrigen entwickelt haben, und ob die Selectionstheorie eine Erklärung dafür zu geben im Stande ist.

---

[1]) Ueber Insecten, Spinnen u. s. w. zu urtheilen, fehlt jeder Anhaltspunkt.

Die Beantwortung dieser Frage wird sehr wesentlich durch die Beobachtung erleichtert, dass es stets die allerhöchsten Formen sind, welche am meisten in der Weiterentwicklung begriffen sind; wenn wir z. B. die Veränderungen ins Auge fassen, welche während des letzten grossen Hauptabschnittes in der Geschichte der Erde während der Tertiärzeit in der Thierwelt vor sich gegangen sind, so finden wir, dass bedeutender Fortschritt nur bei den Säugethieren und bei den Vögeln stattgefunden hat; in allen anderen Abtheilungen würde es bei einem Vergleiche der ältesten Tertiärfaunen mit der jetzigen schwer fallen, zu entscheiden, welche von beiden einen höheren Rang einnimmt. In einer früheren Periode, zur mesozoischen Zeit, sehen wir den Schwerpunkt der Entwicklung der Thierwelt in die grossartig zunehmende Entwicklung der Reptilien, noch früher, in der Kohlen- und Permformation, in die der Amphibien, im Devon in die Entfaltung der Fische verlegt, während sie noch früher bei den Cephalopoden und vor diesen bei den Trilobiten zu sehen ist. Immer sind es die jeweiligen »Herren der Erde«, bei denen der entschiedenste Fortschritt stattfindet; wo Concurrenz um die Herrschaft stattfindet, geräth diejenige Gruppe, welche dabei überflügelt wird, sofort in Stagnation.

Dieses Verhalten wird vom Standpunkte der Selectionstheorie nur die Deutung erfahren können, dass Fortschritt und höhere Entwicklung der Organisation gerade für die jeweils höchststehenden Formen vor Allem nützlich war und jede dahin zielende, zufällig auftretende Abänderung von der natürlichen Zuchtwahl sofort erhalten und dadurch die raschere Vervollkommnung gerade hier erzielt wurde; es ist also die Frage, ob wir dies vom Standpunkte Darwin's aus erklären und mit seiner Theorie in Einklang bringen können. In der That ist dies der Fall; wir haben früher gesehen, dass eine Form unter sonst gleichen Verhältnissen am meisten Aussichten auf Erhaltung im Kampfe ums Dasein hat, je mehr sie von anderen verschieden ist; je abweichender gebaut sie ist, um so mehr hat sie Aussicht, einen neuen Platz im Haushalte der Natur einzunehmen und Concurrenten zu verdrängen. Nachdem nun das organische Leben auf der Erde mit den tiefststehenden Formen begonnen hat, so ist es klar, dass steigende Complication und Vervollkommnung den stärksten Grad der Abweichung von den früheren Typen darstellen musste, dass somit die fortgeschrittensten Typen nach dem »Principe der Divergenz der Charaktere« die meisten Aussichten auf Erhaltung hatten. Dieses Verhältniss konnte sich aber nur bei den jeweils höchsten Formen eines jeden Lebenskreises, also etwa der Pflanzen- und der Thierwelt, der Landes- und der Meeresbewohner, in der erwähnten Weise geltend machen; denn nur bei diesen vollkommensten Wesen ist mit dem Fortschritt auch vermehrte Divergenz gegeben, während niedrigere Formen beim Fortschritte nur auf einen Grad der Entwicklung gelangen, den andere schon vor ihnen erreicht haben, so dass also keine stärkere Divergenz hervorgerufen wird.

Natürlich ist dadurch der Fortschritt nicht auf die höchsten Typen beschränkt; es kann auch unter Umständen für niedrigere Thiere eine vollkommenere Organisation von Nutzen sein, ebenso wie für andere ein Rückschritt; der eine wie der andere wird aber nicht in so entschiedenem Grade auftreten wie in jenem ersten Falle. Ebenso werden wir es unter diesen Umständen begreiflich finden, dass Formen, welche an ihre Lebensweise sehr gut angepasst sind, durch ungeheure geologische Zeiträume ohne bedeutende Aenderung verharren können. Wir sehen also, dass gerade die Art der Entwicklung, welche wir thatsächlich sehen, sehr gut mit der Selectionstheorie übereinstimmt, und dass diese zur Erklärung des Fortschrittes ausreicht; rasche Vervollkommnung der jeweiligen Herren der Erde, bei allen übrigen Abtheilungen ein buntes Gewirr von fortschreitenden, rückschreitenden und verharrenden Typen.

Die richtige Erkenntniss dieses Verhältnisses lässt uns nun auch die Erwiderung auf einen Einwurf finden, welcher der Abstammungslehre gemacht worden ist; es wurde hervorgehoben, dass die Veränderungen, die man unter den Mutationen der Formenreihen bei Mollusken beobachtet, so unbedeutend seien, dass man durch Anhäufung solcher innerhalb der geologischen Perioden, die wir kennen, nie so grosse Fortschritte in der Organisation erklären könnte, wie wir sie thatsächlich vor uns sehen. Daraus wurde dann weiter gefolgert, dass die Mutationen nur einen speciellen Fall der Varietätenbildung darstellen, während die grossen Hauptabtheilungen nicht durch langsame Umgestaltung vorhandener Formen sich herausgebildet haben könnten. Sobald wir aber berücksichtigen, unter welchen Umständen überhaupt rascher Fortschritt möglich ist, finden wir, dass der Maassstab, den die in Stagnation befindlichen Mollusken liefern, nicht für die an der Spitze stehenden Gruppen angewendet werden darf, und dass die Hauptentfaltung der jetzt weit überflügelten Abtheilungen in eine Zeit fällt, in welcher sie vor ungeheuer langen Zeiträumen selbst eine dominirende Rolle spielten oder mit anderen um dieselbe concurrirten.

Differencirung.

Wir haben gesehen, dass weder das Auftreten von Eigenschaften, die nicht unmittelbar nützlich sind, sogenannter morphologischer Charaktere, noch das Vorhandensein eines Fortschrittes in der Gesammtentwicklung der Thier- und Pflanzenwelt an sich mit der Selectionstheorie in Widerspruch stehen; eine andere Frage ist dagegen, ob nicht die Betrachtung einzelner Fälle auf den genannten Gebieten grössere Schwierigkeiten ergibt und welche Factoren ausser der Anpassung noch in Betracht kommen. Die ausserordentliche Bedeutung dieses Gegenstandes für die ganze Auffassung der organischen Natur wird es entschuldigen, wenn hier einige Einzelheiten besprochen werden, welche das

Verständniss dieses Punktes, eines der dunkelsten und schwierigsten der gesammten Naturgeschichte, erleichtern werden.

In die Fragen, um die es sich handelt, führt vielleicht am besten die Betrachtung eines Einwurfes ein, welcher der Darwin'schen Theorie der Entstehung der Arten und Varietäten gemacht worden ist; wenn eine nützliche Abänderung bei einem einzelnen Individuum unter vielen Tausenden oder Millionen von Exemplaren einer Art auftritt, so wird dasselbe zwar Aussicht haben, sich zu erhalten, fortzupflanzen und seine Eigenthümlichkeit zu vererben, allein diese wird durch fortwährende Kreuzung mit nicht abgeänderten Exemplaren im Verlaufe weniger Generationen wieder verschwinden. Diese Schwierigkeit hat manche Forscher veranlasst, eine Umgestaltung nach den Voraussetzungen der Selectionstheorie überhaupt für unmöglich zu erklären, während andere annehmen, dass eine Befestigung einer neu auftretenden Abweichung nur dann möglich sei, wenn die abändernden Exemplare räumlich von der Masse der Stammform isolirt werden, durch irgend einen Zufall in ein Gebiet gelangen, wo keine Artgenossen vorhanden sind, und dadurch die fortwährende Kreuzung verhindert wird.

Gegen diese »Migrations- und Isolirungstheorie« sind viele und wichtige Gründe theoretischer Art angeführt worden, welche zeigen, dass sie auf unüberwindliche Schwierigkeiten stösst; vor Allem aber ist von entscheidender Bedeutung das Auftreten jener Formenreihen, welche innerhalb eines ganz kleinen Bezirkes sich entwickeln, ja bei denen, wie bei den oben geschilderten Süsswasserconchylien auf Kos die ganze Reihe in regelmässigster Aufeinanderfolge in einem beschränkten geologischen Profile auftritt; solchen handgreiflichen Thatsachen gegenüber müssen alle Bedenken schweigen; sie zeigen, dass Veränderung ohne räumliche Trennung stattfindet. Allerdings bildet räumliche Sonderung eine mächtige Förderung der Artenbildung, aber durchaus keine Bedingung derselben. Dagegen scheint sie namentlich für die Herausbildung verschiedener Formen aus einer Stammart von grosser Bedeutung; Nägeli hat zwar aus seinen ausserordentlich interessanten Beobachtungen über die räumliche Vertheilung zunächst miteinander verwandter Arten und Varietäten unter den jetzt lebenden Pflanzen bedeutsame Gründe für die Annahme abzuleiten gesucht, dass die Spaltung einer Form in zwei neue an einem und demselben Standorte vor sich zu gehen pflege, aber dem entsprechen die Resultate der paläontologischen Untersuchungen nicht.[1] In der Mehrzahl der Fälle, die

[1] Die Beweisführung Nägeli's für die gesellige Entstehung neuer Arten kann ich nicht als entscheidend betrachten; als eine wesentliche Fehlerquelle in seinen Anschauungen erscheint mir die sehr unsichere Annahme, dass z. B. zwei auf einer Berghalde nebeneinander wachsende Varietäten einer Pflanze, welche sonst in einem gewissen Umkreise nicht vorkommt, sich hier an Ort und Stelle entwickelt haben.

ich kenne, geht die Spaltung in der Weise vor sich, dass eine Art in zwei verschiedenen, wenn auch nicht isolirten Bildungsräumen, z. B. in den beiden Hälften eines durch vorspringende Landzungen in seiner Mitte eingeengten Sees, sich zu zwei verschiedenen neuen Formen umgestaltet; dies wird auch durch die schönen Untersuchungen Kerner's über *Tubocytisus* bestätigt, nach welchen aus einer geographisch sehr weit verbreiteten Art sich an verschiedenen Punkten des äusseren Umfanges ihres Verbreitungsgebietes verschiedene neue Formen herausbilden. Die Zahl der beobachteten Fälle ist noch eine verhältnissmässig geringe und erlaubt noch keine sichere Entscheidung; soweit jedoch meine Erfahrung reicht, hat sie mich zu der allerdings noch nicht streng beweisbaren Ansicht geführt, dass man zwei verschiedene Arten der Divergenz unterscheiden muss; wenn zwei neue Formen von dem Stammvater wesentlich nach derselben Richtung hin abweichen und nur in der Art und Weise, wie die neuen Charaktere zum Ausdruck kommen, divergiren — und dies ist der weit häufigere Fall — scheint räumliche Trennung erforderlich. Bei den selteneren Vorkommnissen dagegen, bei welchen die beiden neuen Typen nach vollständig verschiedenen Richtungen divergiren, mehr oder weniger entgegengesetzte Mutationsrichtung zeigen, scheint die Spaltung in einem und demselben Gebiete vor sich gehen zu können. Stellen sich z. B. bei einer mit Kielen auf ihrem Gehäuse versehenen Schnecke Knoten auf den Kielen auf, so würden zwei Formen, die nur durch Verschiedenheit in der Knotenbildung voneinander abweichen, nicht in demselben Bildungsraume entstehen, dagegen könnten sich aus der gekielten Form an einem und demselben Standorte zwei Formen entwickeln, von denen die eine die Kiele verliert und glatt wird, während die andere ihre Verzierung durch Knoten verstärkt (*Vivipara Sturi* und *Hoernesi, Melanopsis clavigera* und *slavonica*).

Wie dem auch sei, jedenfalls ist so viel sicher, dass zu einer Veränderung der Arten Absonderung nicht nothwendig ist; wenn dies aber auch durch Beobachtung bewiesen wird, so ändert das nichts an den Schwierigkeiten, welche der Erklärung durch die Selectionslehre, die Ausgleichung der auftretenden Variationen durch Wechselkreuzung aller Individuen, entgegengesetzt wird.

Die individuellen Abweichungen.

Die Erörterung dieser Frage führt uns dazu, einen neuen Gegenstand in Betracht zu ziehen, nämlich das Auftreten individueller Verschiedenheiten. Es ist klar, dass Kampf ums Dasein und natürliche Zuchtwahl an sich unmittelbar nicht die mindeste Umgestaltung hervorbringen können, sie wirken nur dadurch, dass sie die aus irgend einem Grunde auftretenden individuellen Abänderungen erhalten und häufen, wenn sie nützlich, oder vertilgen, wenn sie schädlich sind. Die natürliche Zuchtwahl bildet den Regulator, aber die einzelnen Variationen,

unter welchen sie ihre Auslese trifft, müssen aus einer anderen Ursache erklärt werden. Dabei ist jedoch das Verhältniss durchaus nicht derartig, dass bei Formen von grosser individueller Variabilität auch der Betrag der dauernden Verschiedenheit, welcher fixirt wird, unbedingt ein sehr grosser sein muss; in manchen Fällen findet das allerdings statt, in anderen dagegen beobachten wir genau das Gegentheil. Es gibt z. B. wenige Gattungen, innerhalb deren ein so riesiges Maass individueller Veränderlichkeit aufträte als bei *Rhynchonella* und *Melanopsis*, und doch sind die Verschiedenheiten zwischen den ältesten und den jüngsten Vertretern derselben ausserordentlich geringfügig, und in noch weit ausgesprochenerer Weise tritt uns das bei den Gehäusen der Foraminiferen entgegen.

Von manchen Seiten ist angenommen worden, ja Gegner der Selectionstheorie haben es geradezu als ein unerlässliches Erforderniss für diese bezeichnet, dass eine vollständig richtungslose Variation nach allen Seiten stattfinde, dass die ersten Anfänge aller erdenklichen Abänderungen gleichmässig auftreten; gerade für diesen Standpunkt bildet allerdings der Einwurf, dass die Wechselkreuzung jede Fixirung selbst nützlicher Charaktere hindern werde, eine sehr grosse, ja vielleicht eine unüberwindliche Schwierigkeit. Allein eine solche Voraussetzung ist nicht nur überflüssig, sondern an sich unwahrscheinlich und widerspricht vielfach den thatsächlichen Verhältnissen.

Es ist bekannt, dass die verschiedenen Organismen ihre Eigenschaften vererben, dass sie eine mit den Eltern übereinstimmende Nachkommenschaft hervorbringen; diese Uebereinstimmung ist aber keine vollständige, sie beschränkt sich auf einen sehr hohen Grad von Aehnlichkeit, neben dem stets auch ein geringer Grad von Verschiedenheit sowohl zwischen Kindern und Eltern als der Geschwister untereinander auftritt — die individuellen Abweichungen. Wären alle Keime untereinander absolut gleich und wären sie vom ersten Augenblicke ihrer individuellen Entwicklung fortwährend durchaus denselben Verhältnissen unterworfen, so dürfte man vollständige Gleichheit erwarten, die individuellen Verschiedenheiten müssen wir irgendwelchen mechanischen Einflüssen entweder auf die elterlichen Organismen, ihre Generationsorgane oder das Keimplasma, oder unmittelbar auf die Keime oder die aus denselben sich entwickelnden Individuen zuschreiben.

Wir haben uns für den Augenblick nicht mit der Frage zu beschäftigen, welcher Art die Einwirkungen sind, welche Veränderung bedingen, zunächst ist nur von Wichtigkeit, dass alle individuellen Abänderungen nur von zwei Factoren abhängig sein können, von äusseren, mechanischen Einflüssen und von der Constitution des Organismus, auf welchen diese wirken.

Diese einfache Betrachtung genügt, um die Annahme einer nach allen Richtungen durchaus unbestimmt schwankenden Variation in hohem Grade unwahrscheinlich zu machen; der Organismus antwortet auf einen bestimmten

Reiz in der Regel in ganz bestimmter Weise, wobei allerdings verschiedene Individuen einer und derselben Art sich in verschiedener Weise verhalten können. Trotzdem ist aber doch auch bei Angehörigen derselben Art die Zahl der gegebenen Möglichkeiten eine beschränkte, ja wir sehen sogar, dass oft weit voneinander abweichende Thiere sich übereinstimmend verhalten, wie wir aus der physiologischen Wirkung von Genussmitteln, Giften u. s. w. wissen, und das gilt auch von der Beeinflussung des Reproductionssystems durch derartige Agentien. Wir dürfen daraus folgern, dass auch die Factoren, welche Variation hervorrufen, in ähnlicher gesetzmässiger Weise wirken.

Wir kommen dadurch zu der Annahme, dass die auftretenden Variationen durch äussere mechanische Einflüsse hervorgerufen, aber in ihrer Erscheinung ganz wesentlich von der eigenthümlichen Constitution des Organismus bedingt sind, wie das Darwin in seinen späteren Werken angenommen hat und wie das namentlich von Weismann[1]) und Eimer[2]) entschieden betont worden ist. Eine überaus schwerwiegende Bestätigung erhält diese Auffassung durch die früher erwähnte merkwürdige Thatsache der Correlation der Abänderungen, vermöge deren mit gewissen Umgestaltungen eines Theiles auch solche anderer Organe Hand in Hand gehen, eine Erscheinung, die uns von diesem Standpunkte aus verständlich ist.

Einen schönen Beleg dafür sehen wir z. B. in dem Auftreten der Stachelwarzen bei regulären Seeigeln; die älteren und ursprünglicheren Formen unter diesen haben schmale Ambulacra mit sehr unbedeutenden Warzen, während die Interambulacra mit wenigen grossen Stachelwarzen versehen sind. Solche stellen sich nun allmälig bei jüngeren Formen auch auf den Ambulacren ein, welche allmälig breiter werden; diese neu hinzukommenden Warzen können aber nicht irgend eine beliebige Form annehmen, sondern sie nehmen dieselbe Gestalt an, welche die schon früher vorhandenen Warzen auf den Interambulacren haben, eine Erscheinung, die mit einer beliebig nach allen Richtungen hin schwankenden Variation schlechterdings unvereinbar ist.

Die verschiedenen Ursachen, welche verändernd wirken können, sind gewiss sehr mannigfach, die Zahl der Organe, deren Gestaltung sie beeinflussen können, namentlich bei den höheren Thieren und Pflanzen eine sehr bedeutende, und so ist in jedem Falle die Zahl der möglichen Variationen eine sehr grosse, aber es kann keine ganz regellos nach allen Richtungen schwankende allseitige Veränderlichkeit vorausgesetzt werden. Da überdies manche Einwir-

---

[1]) Weismann, Studien zur Descendenztheorie. II. Ueber die letzten Ursachen der Transmutation. Leipzig 1876.

[2]) Eimer, Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse. Berlin 1881. Ganz besonders finden sich diese Verhältnisse hervorgehoben und gewürdigt in dem neuesten Werke von Eimer (Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften. Jena 1888), das mir leider zu spät zukam, um noch eingehend benützt zu werden.

kungen der Natur der Sache nach sehr häufig sich wiederholen werden[1]) und bestimmte Organe leichter durch dieselben beeinflusst werden als andere, so ist es von vorneherein anzunehmen, dass auch gewisse Abänderungen sehr oft wiederkehren und bei einem beträchtlichen Theile aller Individuen auftreten werden.

Dieser Voraussetzung scheinen die thatsächlichen Verhältnisse auch wirklich zu entsprechen, so weit unsere Erfahrungen reichen; man hat leider dem Auftreten der individuellen Abweichungen bisher noch nicht genügende Aufmerksamkeit geschenkt und namentlich vor dem Auftreten Darwin's das Vorkommen derselben der Beachtung kaum werth gefunden. Allein soweit die Beobachtungen reichen, zeigen sie, dass gewisse leichte Abänderungen einer Form sehr häufig und an verschiedenen Punkten immer wieder auftreten, ja in derselben oder in sehr ähnlicher Weise bei verschiedenen mit einander verwandten Formen vorkommen.

Es würde zu weit führen, hier zahlreiche Beispiele aus der Jetztwelt anzuführen, ich will hier nur auf einen Fall, auf die Variationen der Rückenzeichnung bei der Mauereidechse hinweisen, wie sie Eimer kürzlich geschildert hat;[2]) die ursprüngliche Zeichnung besteht hier aus einer Anzahl der Länge nach über den Rücken verlaufender Streifen; an manchen Orten tritt sie nur in dieser Form auf, an anderen kommt neben dieser und durch alle Uebergänge mit ihr verbunden eine andere Variation auf, bei welcher die Streifen sich in Flecken auflösen, und an wieder anderen Punkten ist nur der gefleckte Typus vorhanden, und eine genaue Untersuchung zeigt, dass an verschiedenen Orten unabhängig voneinander diese Variation sich entwickelt hat. Die Erscheinung wird dadurch noch um so auffallender, dass eine in der Anlage genau übereinstimmende Rückenstreifung wie bei der Mauereidechse noch bei vielen anderen Eidechsen und sonstigen Reptilien offenbar als ein uraltes Erbstück auftritt und bei sehr vielen eine Abänderung zur Fleckenzeichnung zeigt.

Auch bei den fossilen Arten lassen sich ähnliche Verhältnisse beobachten; eine der bekanntesten Meeresschnecken ist der gemeine Pelikansfuss *(Chenopus pes pelecani)*, der sich von seinem Vorfahren in den miocänen Tertiärablagerungen namentlich dadurch unterscheidet, dass bei ihm der obere Finger des flügelförmigen Mundanhanges frei ist, während derselbe bei dem fossilen Vertreter *(Chen. tridactylus)* an das Gewinde angewachsen ist. Hier ist nun der neue Charakter zuerst in ähnlicher Weise wie bei der Mauereidechse erschienen: im oberen Miocän ist noch *Chen. tridactylus* an den meisten Punkten herrschend, aber an einigen derselben tritt daneben schon *Chen. pes pelecani* auf, und ganz isolirt, z. B. an der Localität Kostej in Mähren, dominirt er sogar

[1]) Vergl. Claus, Lehrbuch der Zoologie, 4. Auflage, S. 180.
[2]) Eimer, Untersuchungen über das Variiren der Mauereidechse. Berlin 1881.

schon; im Pliocän überwiegt dann *Chen. pes pelecani* ganz entschieden, und in der Jetztzeit herrscht er so vollständig, dass *Chen. tridactylus* nur mehr als überaus seltene Rückschlagsform auftritt.

Weitaus die wichtigsten Belege in dieser Richtung erhalten wir durch die Untersuchung der ausgestorbenen Cephalopodengruppe der Ammoniten. Die Verhältnisse dieser merkwürdigen Thiere werden im II. Bande dieses Werkes eingehender geschildert werden, hier sollen nur in flüchtigsten Zügen die für den vorliegenden Gegenstand wichtigen Ergebnisse hervorgehoben werden. Lange Zeit hindurch haben sich die Paläontologen gescheut, dieses gewaltige Formengebiet, das über 4000 verschiedene Arten umfasst, in Gattungen und Gattungsgruppen zu gliedern; ein wesentlicher Grund hiefür liegt darin, dass bei der Fossilisation in der Regel manche der wesentlichsten Merkmale verloren gehen und so die Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse sehr erschwert wird. Allein dazu gesellt sich noch eine zweite Schwierigkeit, dass nämlich Formen von ausserordentlicher habitueller Aehnlichkeit in augenscheinlich nicht näher miteinander verwandten Gruppen auftreten. Dieser Umstand tritt namentlich klar hervor, seitdem es gelungen ist, die Abstammung der einzelnen Ammonitenabtheilungen genauer zu verfolgen, welche jetzt näher bekannt ist als diejenige in irgend einer anderen Thiergruppe. Es hat sich ergeben, dass z. B. innerhalb der grossen Abtheilung der Aegoceratiden in den verschiedensten Stämmen immer dieselben Sculpturtypen der Schale auftreten, und dass jeder dieser Sculpturtypen fast immer von einer ganz bestimmten Gestaltung des Gesammtumrisses und sehr oft auch der Entwicklung der Kammerscheidewände begleitet ist; diese analogen Abänderungen werden einander so ähnlich, dass es unter Umständen eines scharfen Auges und einiger Erfahrung bedarf, um Verwechslungen zu vermeiden.

Ein paar Beispiele mögen das erläutern; so treten in den verschiedensten Gruppen der Ammonitiden flach scheibenförmige Typen auf, mit weitem oder sehr weitem Nabel, mit vielen bindfadenförmigen, in der Regel gegabelten, auf der Externseite durch eine Furche unterbrochenen Rippen und ziemlich complicirter Lobenzeichnung; es ist das der Fall bei *Schlotheimia, Parkinsonia, Reineckia*, den ursprünglichen Formen von *Hoplites* (Angulatentypus). Einen zweiten derartigen Typus, den Ornatentypus, bilden Formen mit etwas stärker aufgeblasenem Gehäuse und einer sehr reichen, aus der Verbindung von kräftigen, nicht sehr zahlreichen Rippen mit grossen Knoten hervorgehenden Verzierung (Gruppe des *Aegoceras Henleyi, Cosmoceras*, höher entwickelte Formen von *Hoplites, Acanthoceras*). Bei wieder anderen ist ein kräftiger Kiel auf der Externseite vorhanden, und damit tritt in Verbindung eine eigenthümliche Ausbildung der Loben mit langen, wenig verästelten, meist parallelseitigen Lobenkörpern und meist langem Siphonallobus; dieser »Arietidtypus« findet sich bei *Arietites, Harpoceras, Cardioceras, Schloenbachia*. In ähnlicher Weise lassen

sich noch andere festhalten, der Coronaten-, der Planulatentypus und eine Reihe anderer, die wir bei Besprechung der Ammoniten näher kennen lernen werden, ja man kann die Hauptmasse der hierher gehörigen Formen in eine geringe Anzahl solcher Typen eintheilen, welche in den verschiedensten Gruppen immer wiederkehren.

Ein solches Verhalten lässt nur eine einzige Art der Erklärung zu, dass nämlich der Organisation und Constitution dieser Thiere entsprechend nur eine beschränkte Zahl von Abänderungsrichtungen in den genannten Merkmalen gegeben und möglich ist, welche, allerdings mit unendlicher Mannigfaltigkeit im Einzelnen, immer wiederkehren, je nach der mechanischen Einwirkung, welche auf den Organismus stattfindet. Die merkwürdigste Bestätigung dieser Auffassung erhalten wir durch einen Ammoniten aus dem untern Lias Württembergs; [1]) es ist das ein Exemplar der Gattung *Arietites* (Fig. 12), welches sich anfangs ganz normal entwickelte; dann aber erlitt die Schale eine äussere Verletzung, und von diesem Augenblicke an verändert sie sich vollständig, sie nimmt in Sculptur und Windungsquerschnitt gänzlich den Charakter der Gattung *Aegoceras* an, und kein Paläontologe würde sich bedenken, das Stück in diesem Wachsthumszustande z. B. mit dem von Quenstedt abgebildeten *Aegoceras cf. capricornum nudum* (Juraammoniten Württembergs, Tab. XXI, Fig. 4) zu derselben Art zu stellen. Dabei steht dieser Fall gar nicht allein, es sind mir deren mehrere bekannt, in welchen ein Exemplar in Folge einer Verletzung einen der anderen Sculpturtypen annimmt, aber allerdings sind diese Beispiele nicht so auffallend, weil in denselben nicht genaue Uebereinstimmung mit einer anderen schon bekannten Art eintritt.

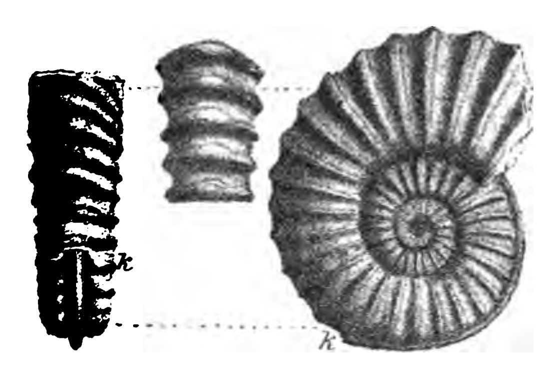


Fig. 12. Ein Ammonit *(Arietites)*, der während des Wachsthums (bei *k*) beschädigt wurde und von da an den Charakter von *Aegoceras* annimmt. Nach Quenstedt.

Aehnlich, wenn auch noch nicht so genau untersucht, um mit solcher Bestimmtheit beurtheilt werden zu können, finden wir die Wiederkehr analoger Formenabänderungen in voneinander verschiedenen Abtheilungen mehrfach wieder; so kehren mehrere der Haupttypen von *Terebratula* bei *Waldheimia* wieder (z. B. der Nucleatentypus), und solche Beispiele liessen sich in grosser Zahl wiederholen. In engerem Kreise sehen wir, dass bei verschiedenen Arten

[1]) Quenstedt, Die Juraammoniten Württembergs, Tab. XXI, Fig. 3.

unserer heimischen Flussmuscheln eine *var. rostrata* mit geschnäbeltem Hinterende auftritt.

Wir können uns hier nicht weiter mit der Aufzählung von Einzelheiten beschäftigen. Gewiss werden jedem Paläontologen, Zoologen oder Botaniker, der über einige Formenkenntniss gebietet, sofort einige Parallelfälle gegenwärtig sein; jedenfalls aber geht daraus hervor, dass in der That die Variationen nicht ganz regellos nach allen Seiten hin schwanken, sondern dass, wie es theoretisch abgeleitet wurde, in der Regel nur eine beschränkte Zahl von Abänderungen auftritt, die aber immerhin der natürlichen Zuchtwahl das Material an die Hand geben, um durch Auslese die mannigfachsten Combinationen hervorzurufen. Allein wir sehen unter solchen Verhältnissen, wenn eine und dieselbe Abänderung oft wiederkehrt, auch die Möglichkeit gegeben, dass die Bildung einer Art oder Varietät ohne Absonderung und trotz der fortwährenden Wechselkreuzung vor sich gehe. Dazu gesellt sich noch ein weiterer Umstand, um die Anhäufung der Aenderung zu erleichtern; wie namentlich aus dem von Darwin gesammelten Material hervorgeht, zeigt die Beobachtung an Hausthieren und Culturpflanzen, dass abändernde Organismen nicht nur ihre neue Eigenschaft, sondern auch die Neigung vererben, nach derselben Richtung weiter zu variiren. In der Regel tritt unter den Nachkommen bald wieder ein in derselben Weise noch weiter abweichendes Exemplar auf, ja in einzelnen Fällen geht dies so weit, dass die stärkere Ausbildung des eigenthümlichen Charakters geradezu Regel ist, eine Erscheinung, für die ich nur ein Beispiel anführen will. Eine eigenthümliche Farbenvarietät der Kanarienvögel sind die sogenannten jonquillefarbigen Thiere; um ein reines Exemplar dieser Varietät zu erhalten, darf man aber nicht zwei Jonquillevögel miteinander paaren, da die Brut dann zu dunkel, ja geradezu braun wird, sondern man muss einen Jonquille mit einem etwas helleren Individuum kreuzen.

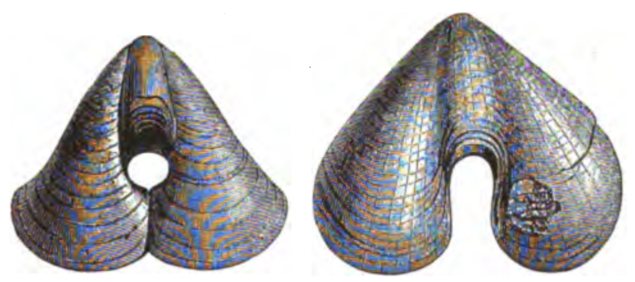


Fig. 13. *Terebratula janitor*, offene und geschlossene Form aus dem obersten Jura, nach Pictet.

Eine andere Erscheinung, welche diese Voraussetzung in auffallender Weise bestätigt, bietet die von Darwin hervorgehobene und durch zahlreiche Fälle belegte Thatsache, dass ein Theil, der bei irgend einer Art in aussergewöhnlicher Weise entwickelt ist, im Vergleiche mit demselben Theile bei verwandten Arten grosse Veränderlichkeit zeigt. Von zahlreichen Fällen, welche uns in dieser Richtung die Paläontologie zeigt, will ich nur einen vorführen. In der Classe der Brachiopoden oder Armfüsser ist eine der wichtigsten die Gattung *Terebratula*; inner-

halb dieser ist die Gruppe der Nucleaten in ihrer äusseren Form dadurch gekennzeichnet, dass die grössere Schale in der Mitte des Vorderrandes stark ausgebuchtet, an den Seiten dagegen in kräftige Lappen ausgezogen ist. Bei *Terebratula janitor*, der Grundform einer besonderen Reihe dieser Gruppe, sehen wir nun dieses Merkmal ganz extrem ausgebildet und gleichzeitig in ausserordentlichem Grade variabel, wie die vorstehende Zeichnung ergibt (Fig. 13).

In diesem beschränkten Sinne kann man allerdings von einer bestimmt gerichteten Variation der Organismen reden, auf welche Askenasy hingewiesen hat;[1]) nur darf man, wie dies wohl auch geschehen ist, in einer solchen weder die Ursache des ersten Auftretens eines Charakters sehen, noch ihr die Rolle einer Art Prädestination zuweisen. Einer solchen Auffassung widerspricht, abgesehen von ihrem vitalistischen Charakter, schon die einfache Thatsache, dass aus einer Art sich zwei neue Formen mit vollständig verschiedener Mutationsrichtung entwickeln können.

Es tritt nun die Frage auf, ob all' diese Ursachen nicht mächtig genug sind, um für sich allein, ohne Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl, ein neues Merkmal vollständig zu fixiren, und wir können in der That keinen vernünftigen Grund einsehen, warum das nicht der Fall sein sollte, wir müssen diese Annahme als eine in hohem Grade wahrscheinliche bezeichnen. Es ist das natürlich nur in Beziehung auf Eigenschaften möglich, welche für ihren Träger durchaus gleichgiltig sind, denn wären sie irgendwie nützlich oder schädlich, so würde die Zuchtwahl für oder gegen deren Fixirung gewirkt haben.[2])

Aller Wahrscheinlichkeit nach verdanken manche der sogenannten morphologischen Merkmale, wie wir sie früher kennen gelernt haben, diesem Vorgange ihre Entstehung und können auf diese Weise erklärt werden. Man hat allerdings von Seiten der Gegner der Darwin'schen Lehre behauptet, dass in diese mit Annahme solcher »Hilfserklärungen« ein durchaus fremdartiges Element hineingebracht und das Wesen der Selectionstheorie preisgegeben werde. Diese Auffassung scheint mir jedoch auf einer Verkennung zu beruhen. Dass neben der in erster Linie thätigen Zuchtwahl auch andere Kräfte für die Fixirung von Abänderungen thätig sind, ist keine Verneinung jener; auf die in der individuellen Variabilität gegebene Bewegung der organischen Formen können verschiedene Factoren einwirken, wie den Weg eines vom Baume fallenden dürren Blattes nicht nur die Schwerkraft, sondern auch die herrschende Luftströmung bestimmen, sie beide zusammen mit der Form des Blattes, der

---

[1]) Beiträge zur Kritik der Darwin'schen Lehre. Leipzig 1872.

[2]) Eimer (l. c. S. 23) weist selbst auf die Möglichkeit der Fixirung von schädlichen Eigenschaften hin, aber nur unter der Voraussetzung, dass dieselben mit einer überwiegend nützlichen Eigenschaft in Correlation stehen.

Lage des Schwerpunktes in demselben, dem absoluten und specifischen Gewichte schreiben die Curve vor, welche jenes beschreibt, ohne dass in der Anerkennung dieser Thatsache ein Widerspruch mit dem Gravitationsgesetze gegeben wäre.

Ursachen der Variabilität.

Wir haben bis jetzt ganz allgemein »mechanische Einflüsse« als dasjenige bezeichnet, welches durch seine Einwirkung auf die Organismen Abänderungen hervorbringt und die Art dieser in Verbindung mit der Constitution des Individuums bedingt; es war das einfach ein kurzer Ausdruck für einen Gegenstand, den wir noch nicht näher kennen gelernt haben, aber es ist damit über das Wesen dieser Vorgänge noch nicht das Mindeste ausgesagt, und von diesen wenigstens Einiges kennen zu lernen ist die nächste Aufgabe. Wir gelangen damit auf ein Gebiet, dessen Studium ausserordentlich grosse Schwierigkeiten bietet und über das bisher noch sehr wenig bekannt ist; sichere Entscheidung kann hier nur der Versuch geben, und die Anstellung eines solchen erfordert grosse Umsicht und meist sehr bedeutende Hilfsmittel.

Wir stehen hier vor der grossen Frage nach dem Wesen und den Ursachen der Variation, welche die Forscher jetzt in so hohem Maasse beschäftigt und welche schon so viele verschiedene Versuche einer Beantwortung hervorgerufen hat. Die Art und Weise, diesen Gegenstand zu behandeln, ist eine zweifache: die Einen suchen das Wesen von Fortpflanzung und Vererbung in ihren tiefsten und letzten Ursachen zu ergründen, von dem dabei gewonnenen Standpunkte aus darzulegen, auf welche Weise die Abänderung überhaupt stattfinden kann, und zu zeigen, dass die beobachteten Thatsachen mit den auf diese Weise gewonnenen Ergebnissen übereinstimmen; sie benützen eine deductive Methode. Die Anderen schlagen den inductiven Weg ein, sie untersuchen in den bekannten Fällen die Veranlassungen und allernächsten Bedingungen, unter welchen Veränderung eintritt, und suchen von dieser Grundlage sich den entfernteren Ursachen zu nähern.

Ueber die Berechtigung inductiver und deductiver Methode zu sprechen ist hier nicht der geeignete Ort, wir können nur die Ergebnisse für den vorliegenden Fall miteinander vergleichen; man kann sich dabei der Einsicht nicht verschliessen, dass die weittragenden Theorien, welche Darwin,[1]) Häckel,[2]) Nägeli[3]) und

[1]) Darwin, Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication, Bd. II, S. 470 ff. (»Provisorische Hypothese der Pangenesis.«)

[2]) Häckel, Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen. Berlin 1876.

[3]) Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1886.

Weismann[1]) über diesen Gegenstand entwickelt haben, in hohem Grade von der Unsicherheit der Voraussetzungen beeinflusst sind, von welchen sie ausgehen, und theils auf willkürlichen Annahmen beruhen, theils mit den Thatsachen nicht im Einklange stehen. Aber auf der anderen Seite steht es ebenso fest, dass die auf breiterer empirischer Grundlage aufbauenden Versuche uns dem Ziele sehr wenig näher führen, das Wesen von Fortpflanzung, Vererbung und Abänderung zu ergründen. Wir stehen mit einem Worte vor einer Frage, deren Lösung man kaum entfernt ahnen kann, die auf dem heutigen Stande unserer Kenntnisse noch nicht spruchreif ist und deren Beantwortung wir uns nur überaus langsam nähern können. Es darf darum der Werth und die Bedeutung jener theoretischen Versuche durchaus nicht unterschätzt werden, sie zeigen uns deutlich den heutigen Stand unseres Wissens und Verstehens und geben überaus wichtige Fingerzeige über die einzuschlagende Methode; eine grössere Tragweite aber darf denselben nicht zugemessen werden. Für uns liegt umsoweniger Veranlassung oder Nothwendigkeit vor, auf diesen Gegenstand tiefer einzugehen, als die paläontologische Methode in keiner Weise berufen sein kann, diese Räthsel zu lösen; sie liefert wichtige Beiträge in dieser Richtung, die Entscheidung fällt aber wesentlich anderen Forschungsgebieten zu.

Wir beschränken uns hier ganz auf die nächstliegenden Ursachen und Veranlassungen einzelner Abänderungen, deren Betrachtung für uns von grösster Wichtigkeit ist. Darwin selbst hat als den wichtigsten Factor Einwirkungen auf das Reproductionssystem der Eltern bezeichnet; die Erfahrung zeigt, dass z. B. verhältnissmässig geringe Aenderungen in der Lebensweise einen sehr bedeutenden Einfluss auf das Sexualsystem der Thiere und Pflanzen und seine Functionen üben, und es ist sehr wahrscheinlich, dass von solchen Einflüssen auf den elterlichen Organismus ein grosser Theil der Abänderungen bedingt ist, welche die Nachkommen zeigen. Diese Annahme wird in entschiedenster Weise durch die Thatsache gestützt, dass eine Menge individueller Variationen zumal bei lebendig gebärenden Thieren sich in sehr frühem Entwicklungsstadium geltend macht, und gewiss muss auch eine Anzahl anderer Abänderungen auf dieselbe Ursache zurückgeführt werden.

Wenn aber auch sicher eine Menge von Veränderungen vorkommt, welche nicht durch unmittelbare Einwirkung äusserer Lebensverhältnisse, des »monde ambiant«, auf den fertigen Organismus hervorgebracht werden, so ist doch damit natürlich in keiner Weise ausgeschlossen, dass auch diesen letzteren Bedingungen ein weitgehender Einfluss zukomme. Wir müssen diesem Gegenstande um so grössere Aufmerksamkeit zuwenden, als gerade die meisten

---

[1]) Weismann, Ueber Vererbung. — Weismann, Ueber die Continuität des Keimplasmas. — Weismann, Ueber die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung für die Selectionstheorie.

Paläontologen, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, diese letztere Ansicht vertreten, während von anderer Seite sehr entschiedener Widerspruch gegen dieselbe erhoben und eine Anzahl schwerwiegender Einwürfe gegen dieselbe vorgebracht worden ist, deren Berechtigung wir prüfen müssen.

Ein erster Einwand besteht darin, dass Veränderungen nicht durch den unmittelbaren Einfluss äusserer Bedingungen hervorgerufen sein können, weil oft unter ganz verschiedenen Verhältnissen gleiche, unter gleichen Verhältnissen ganz verschiedene Varietäten einer und derselben Form auftreten. Es könnte das bis zu einem gewissen Grade zutreffend sein einer etwa auftretenden Vermuthung gegenüber, dass alle Umgestaltungen auf Rechnung der unmittelbaren Wirkung äusserer Verhältnisse gesetzt werden müssen, allein eine solche Ansicht wird kaum von irgend Jemandem vertreten, und sie ist sicherlich falsch; sobald man aber nur einen Theil der Abweichungen dieser Ursache zuschreibt, ist jenes Argument hinfällig, da es sich ja in solchen Fällen sehr wohl um andere Einflüsse handeln kann. Aber auch abgesehen davon enthält der genannte Einwand entschiedene Unrichtigkeiten; in erster Linie muss man mit der Behauptung, dass hier oder dort die äusseren Verhältnisse ganz gleiche oder ganz verschiedene seien, sehr vorsichtig zu Werke gehen. Die Gesammtheit der wirkenden Lebensbedingungen setzt sich aus dem sehr verwickelten Ineinandergreifen zahlreicher Factoren zusammen, so dass man nicht ohne Weiteres und ohne sehr genaue Prüfung auf den allgemeinen Eindruck hin es als erwiesen betrachten darf, dass Gleichheit oder Verschiedenheit des wirkenden Factors vorhanden oder ausgeschlossen sei. Jedes Individuum hat seine eigene Lebensgeschichte, und wenn dieselbe auch in der Regel sehr einförmig verlaufen mag, so kann dieselbe doch auch Ereignisse einschliessen, die sich der Berechnung entziehen und trotzdem auf die Formengestaltung Einfluss nehmen können.

Ein weiterer Punkt von Wichtigkeit, welcher hier berücksichtigt werden muss, ist der, dass sehr wohl eine und dieselbe äussere Ursache ganz verschiedene Wirkung hervorbringen kann, und dass sehr verschiedene Ursachen eine und dieselbe Wirkung hervorbringen können. Es mag hier zunächst am Platze sein, an einigen Beispielen nachzuweisen, dass in der That in der Natur Fälle vorkommen, in welchen Bewohner eines und desselben Standortes in auffallender Weise durch ganz entgegengesetzte Merkmale ausgezeichnet sind, unter Umständen, welche eine Erklärung ermöglichen, ohne dass wir dadurch zu schliessen berechtigt wären, dass der oben besprochene Einwurf richtig wäre. In die grossen Meerestiefen dringt bekanntlich kein Sonnenlicht, wohl aber existiren dort zahlreiche Thiere mit phosphorescirenden Organen, welche in ihrer Umgebung ein schwaches Dämmerlicht verbreiten mögen. Unter den Krebsen und Fischen der Tiefsee finden sich nun theils blinde Formen, theils solche, deren Augen sehr gross, mitunter sogar ganz enorm sind; es ist das also ein Fall, in welchem ein und derselbe Standort mit sich gleich bleibenden Bedingungen geradezu ent-

gegengesetzte Eigenthümlichkeiten hervorgerufen zu haben scheint. In Wirklichkeit verhält sich die Sache so, dass diejenigen Thiere, bei welchen vermöge ihrer Anlage und Organisation innerhalb einer gegebenen Zeit eine ausserordentliche Steigerung des Lichtempfindungsvermögens eintreten konnte, ihre Augen durch natürliche Zuchtwahl ausserordentlich vergrösserten, so dass sie die vorhandenen Spuren von Licht noch ausnützen konnten, während bei anderen, die das nicht im Stande waren, das Sehvermögen und seine Organe durch Nichtgebrauch verloren gingen.[1])

Analog ist die Erklärung der Erscheinungen, welche bei den Insecten der Insel Madeira nach den Beobachtungen von Wollaston vorkommen und sich vermuthlich bei den Bewohnern anderer kleiner Inseln wiederholen werden.[2]) Die Insecten und namentlich die Käfer von Madeira sind meist flügellos oder haben verkümmerte Flügel, und man kann das wohl mit dem vollsten Rechte, wie es Darwin gethan hat, damit in Zusammenhang bringen, dass für fliegende Insecten auf einer kleinen Insel grosse Gefahr vorhanden ist, von Stürmen ins Meer verweht zu werden. Andererseits sind die Insecten auf Madeira, welche überhaupt fliegen, mit auffallend kräftigen Flugorganen versehen, welche sie befähigen, selbst bei starkem Winde sich vor dem Verschlagenwerden zu retten, und so sehen wir auch hier an demselben Standorte, mittelbar durch dieselben Umstände hervorgerufen, entgegengesetzte Abänderungen auftreten.

Allerdings handelt es sich in den beiden hier angeführten Fällen nicht um Varietäten einer und derselben Art, aber das ändert an der Bedeutung der Thatsachen für die vorliegende Frage nicht das Mindeste, wir sehen doch, dass sich in zwei besonders klaren Beispielen die nach entgegengesetzter Richtung sich bewegende Abänderung der zusammenlebenden Thiere in einer Weise erklärt, welche nichts gegen die directe Wirkung äusserer Lebensbedingungen beweist, und es geht daraus hervor, dass dasselbe auch der Fall sein kann, wenn es sich um Abarten einer Species handelt.

Von noch grösserer Bedeutung für die Widerlegung des in Rede stehenden Einwurfes ist jedoch der Umstand, dass derselbe von der ganz irrigen Annahme ausgeht, dass, eine unmittelbare Einwirkung der Lebensbedingungen überhaupt vorausgesetzt, Gleichheit der Verhältnisse übereinstimmende, Verschiedenheit abweichende Aenderungen hervorrufen müsse. Es ist dies unrichtig, weil offenbar verschieden constituirte Individuen derselben Art auf denselben Reiz verschieden antworten können und umgekehrt.

Um uns ein Urtheil über diesen Gegenstand zu gestatten, ist nichts besser geeignet als die Beobachtung jener raschen, acuten, meist aber verhältnissmässig schnell wieder verschwindenden Veränderungen der Organismen durch

---

[1]) Vergl. u. A.: Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, Bd. I, S. 103.
[2]) Darwin, Entstehung der Arten. 5. deutsche Auflage, S. 152.

äussere Einflüsse, welche vor Allem am Menschen genau untersucht sind, ich meine jene Erkrankungen und physiologischen Veränderungen, welche auf bestimmte äussere Ursachen zurückgeführt werden können.[1]) In vielen Fällen allerdings ist der Erfolg stets derselbe, Strychnin, Curare und ähnliche Gifte wirken auf alle Menschen und auf verschiedene Thiere in derselben Weise, allein das ist durchaus keine feste Regel. Vier Personen machen einen Spaziergang miteinander, werden von einem Gewitterregen durchnässt und müssen längere Zeit bei kühler Temperatur und ohne Bewegung in den triefenden Kleidern bleiben; der eine wird einen Schnupfen davontragen, der andere einen Rheumatismus, der dritte, der dazu inclinirt, einen Anfall von Wechselfieber, während der Vierte die Sache ohne den geringsten Nachtheil durchmacht; die Wirkung hängt eben nicht nur von dem mechanischen Reiz, sondern auch von der Constitution des betreffenden Individuums ab. Auf der anderen Seite aber sehen wir, dass Schnupfen nicht nur in Folge einer Erkältung eintritt, sondern auch durch unmittelbare Uebertragung von einer anderen damit behafteten Person oder in Folge von Reiz der Nasenschleimhäute durch irgendwelche Agentien, z. B. Einathmung von scharfen Dämpfen. Wir sehen also, dass je nach der Constitution der Individuen derselbe mechanische Einfluss die verschiedensten Wirkungen haben und andererseits dieselbe Wirkung auf sehr verschiedenem Wege erzielt werden kann.

Andere Einwürfe beziehen sich darauf, dass die Abänderungen in Folge unmittelbarer Einwirkung der äusseren Lebensbedingungen zwar nicht ganz fehlen, aber doch nur ganz untergeordneter Natur sein müssen und sich nie zu Artcharakteren befestigen können. Es sollen auf diese Weise nur jene ganz geringfügigen Abweichungen hervorgebracht werden, die man als Standortabänderungen zu bezeichnen pflegt, unbedeutende Schwankungen, die z. B. bei Pflanzen bei Versetzung in feuchten oder trockenen Boden, in sonnige oder schattige Lage sofort eintreten, ohne sich im Laufe der Generationen zu steigern oder zu befestigen, und ebenso unmittelbar wieder verschwinden, sobald die Pflanze unter andere Verhältnisse gelangt. Eine allmälige Fixirung solcher erworbenen Eigenthümlichkeiten bis zu dem Betrage und zu der Beständigkeit, durch welche eine selbstständige Art charakterisirt wird, soll um so weniger möglich sein, als jede durch die Einwirkung äusserer Bedingungen erfolgte Veränderung sofort rückgebildet werden und ein Rückschlag auf die ursprüngliche Form bei Wiederkehr der früheren Verhältnisse selbst dann eintreten müsste, wenn auch eine allmälige Steigerung der Standortsabweichungen im Laufe zahlreicher Generationen möglich wäre.

Was den ersten Theil dieses Einwandes anlangt, so kann ohne Bedenken zugegeben werden, dass derartige Standortsabänderungen, die sich nicht

---

[1]) Vergl. Darwin, Entstehung der Arten. 5. deutsche Auflage, S. 20.

befestigen und steigern, vorkommen, wenigstens innerhalb der verschwindend kleinen Zeitspanne, über welche unsere Erfahrungen sich ausdehnen; aber es ist darin natürlich nicht der leiseste Anhaltspunkt für die Annahme gegeben, dass durch die äusseren Verhältnisse nicht auch tiefergreifende Veränderungen hervorgebracht werden können, die sich vielleicht erst allmälig zeigen, an demselben Individuum im Laufe der Zeit sich steigern und sich dann auch vererben und fixiren können. Es sind das Dinge, welche sich gegenseitig weder bedingen noch ausschliessen, und es ist daher durchaus nicht einzusehen, was das Vorkommen derartiger Standortsverschiedenheiten mit der vorliegenden Frage überhaupt zu thun haben soll.

Ebensowenig ist die Auffassung richtig, dass jede durch unmittelbare Wirkung der äusseren Verhältnisse hervorgebrachte Aenderung verschwinden und Rückkehr zur Stammform eintreten müsse, sobald die ändernden Einflüsse zu wirken aufhören und die Art unter die ursprünglichen Verhältnisse zurückversetzt wird. Das Letztere mag allerdings geschehen, wenn diese Rückkehr unter die früheren Bedingungen nach kurzer Zeit erfolgt, ehe die neuen Merkmale sich befestigt haben, dann mag vollständige Rückbildung stattfinden; dagegen ist kein Grund vorhanden, warum die Wirkungen der äusseren Verhältnisse nicht im Laufe langer Zeit fixirt werden sollten, ganz besonders dann, wenn sie ihrem Träger nützlich sind und in Folge dessen durch die natürliche Zuchtwahl gehäuft werden können. Wenn dieser Vorgang lange dauert und auf diesem Wege bedeutende Unterschiede erzielt worden sind, so ist bei einer Zurückversetzung des in dieser Weise abgeänderten Organismus unter die ursprünglichen Verhältnisse eine vollständige Rückkehr zur früheren Form nicht wahrscheinlich, weil die Veränderungen von zwei Factoren, von der Constitution des Thieres oder der Pflanze und von den ändernden Einflüssen abhängig sind, von denen der erstere in der Zwischenzeit eine Umgestaltung erlitten hat.

In neuester Zeit ist von Weismann eine Anschauung über die hier in Rede stehenden Fragen veröffentlicht worden, welche in sehr radicaler Weise jede Möglichkeit einer weitergehenden Veränderung unter dem unmittelbaren Einflusse der äusseren Verhältnisse dadurch in Abrede zieht, dass er den erworbenen Eigenthümlichkeiten die Fähigkeit, vererbt zu werden, überhaupt abspricht. Die Gründe, welche zu dieser Ansicht führen, sind wesentlich in Speculationen über die Natur der Vererbung und des Keimplasmas gelegen, auf welche wir hier nicht weiter eingehen; die Stärke dieser Anschauung liegt wesentlich darin, dass die bisherigen Hypothesen der »Pangenesis«, »Perigenesis der Plastidule« u. s. w. als durchaus unzureichend bezeichnet werden können, ein auf sicherer Unterlage ruhendes Gebäude an deren Stelle aufzuführen scheint aber auch hier nicht gelungen zu sein. Jedenfalls aber bietet die Weismann'sche Hypothese den Vortheil, dass sie sofort klar und deutlich den Probirstein angibt, an dem sie sich bewähren muss; lässt sich unmittelbar

in bestimmten Fällen nachweisen, dass erworbene Eigenthümlichkeiten doch vererbt werden, so ist damit die ganze Theorie gestürzt, und wir werden also wieder auf die Beobachtung und das Experiment verwiesen.[1])

Allerdings haben manche Versuche in dieser Richtung Ergebnisse geliefert, die eher gegen die Einwirkung äusserer Umstände oder deren Erblichkeit zu sprechen scheinen. In erster Linie gilt das von den Verpflanzungen verschiedener Gewächse aus der Ebene in die Hochalpen; die meisten gingen zu Grunde, und bei den überlebenden war ein unmittelbarer Einfluss kaum bemerkbar. Allein solche negative Beispiele sind natürlich nicht beweisend, der Gegensatz der Verhältnisse war ein zu grosser und die Dauer des Versuches eine zu kurze; könnte man solche Versuche in sehr zahlreichen Abstufungen durch Jahrhunderte, Jahrtausende fortsetzen, so würde der Erfolg vermuthlich ein ganz anderer sein. Dagegen gibt es aber andere Vorkommnisse, welche in bestimmter Weise zeigen, dass die in Frage stehenden Veränderungen in Wirklichkeit vorkommen. Wir wenden uns zunächst denjenigen Fällen zu, aus welchen nur das Eintreten beträchtlicher individueller Abänderung unter dem Einflusse äusserer Verhältnisse hervorgeht, ohne dass dabei noch von Erblichkeit die Rede wäre.[2])

Hierher gehören die vielfach berichteten, aber allerdings nicht über jeden Zweifel erhabenen Angaben über auffallende neue Farben, welche bei Vögeln durch eine bestimmte Nahrung hervorgebracht werden, z. B. durch das Füttern gewisser Papageien mit Fett, von Canarienvögeln mit spanischem Pfeffer, von Gimpeln mit Hanf;[3]) ferner das Auftreten der nicht nur in ihrem Pelze, sondern auch an den Knochen braun gefärbten »Tabakmaus« in einer Tabakfabrik zu Poschiavo in Graubünden.[4]) Sehr merkwürdig sind einige Experimente, in welchen Möven, die gewöhnlich von Fischen leben, mit Körnern und Tauben mit Fleisch gefüttert wurden, wobei eine vollständige Aenderung der Beschaffenheit des Magens stattfindet: die Möve erhält einen Pflanzenfresser-, die Taube einen Fleischfressermagen.

Für gewisse Teichschnecken aus der Gattung *Limnaeus (L. stagnalis)* hat Semper, der überhaupt derartigen Gegenständen grosse Aufmerksamkeit geschenkt hat und eine Menge von Beispielen aus der Literatur anführt, gezeigt,

---

[1]) Vergl. die oben angeführten Aufsätze von Weismann, sowie im Gegensatze dazu die Kritik derselben bei Claus, Ueber die Werthschätzung der natürlichen Zuchtwahl als Erklärungsprincip. Wien 1888.

[2]) Vergl. in dieser Beziehung namentlich das soeben erschienene Werk von Eimer, Entstehung der Arten . . ., S. 93 ff.

[3]) Semper, Natürliche Existenzbedingungen der Thiere, I, S. 82.

[4]) Fatio, Faune des Vertèbres de la Suisse, Bd. I, S. 207. Die Tabaksmaus *(Mus Poschiavinus)* soll von der gemeinen Hausmaus stärker verschieden sein als die Hausratte von der Wanderratte.

dass ihr Wachsthum und die Grösse, welche sie erreichen, ganz von dem Volum des Wassers, das ihnen zur Verfügung steht, abhängt.[1]) Auch der Salzgehalt des Wassers ist von grosser Bedeutung; viele Meeresconchylien erhalten auffallend dünne Schalen, wenn sie in schwachgesalzenem, brackischem Wasser leben, und besonders an der Muschelfauna der Ostsee tritt dieser Einfluss auffallend hervor. Unter den Pflanzen hat Peyritsch gezeigt, dass gewisse in der Natur nur sehr selten vorkommende, sehr bedeutende Abweichungen in der Blüthenbildung mancher Lippenblüthler oder Labiaten (Pelorien) künstlich durch geeignete Behandlung, namentlich durch Züchtung unter gewissen Beleuchtungsverhältnissen in Menge erzielt werden können.

Wir wollen auf diesen Gegenstand nicht näher eingehen; die Beispiele einfacher, individueller Veränderlichkeit unter dem Einflusse äusserer Bedingungen selbst in ziemlich weitgehendem Maasse sind so zahlreich, dass heute ein Zweifel an der Wirklichkeit solcher Vorgänge wohl kaum mehr bestehen kann, und wir wenden uns daher unmittelbar zu der Frage nach der Erblichkeit der erworbenen Eigenthümlichkeiten, welche von Weismann bestritten worden ist.[2]) Es wurde sofort gegen ihn die Erblichkeit verschiedener Krankheiten angeführt, und diese Ansicht wurde zunächst von Virchow vertreten;[3]) in der That sind die Versuche Weismann's, diese Einwände mit seiner Theorie in Einklang zu bringen, keineswegs überzeugend,[4]) und vollends gilt das einzelnen sehr auffallenden Thatsachen gegenüber; so kann man bei Meerschweinchen nach den Untersuchungen von Brown-Séquard und Obersteiner künstlich Epilepsie erzeugen, indem man gewisse Theile des Nervensystems durchschneidet, und die hiedurch bewirkte Epilepsie vererbt sich auf einen Theil der Nachkommen.

Von ganz entscheidender Wichtigkeit in dieser Beziehung sind die allerdings sehr seltenen, aber jetzt doch wohl über allen Zweifel festgestellten Fälle, in welchen Narben von Verwundungen oder Verstümmelungen vererbt werden: oft erwähnt ist das Beispiel einer Kuh, welche ein Horn verloren hatte und diese Eigenthümlichkeit vererbte. Nach A. Decandolle vererbte eine Frau eine Narbe an der Schläfe, die sie als Mädchen erhalten hatte, auf ihren Sohn und ihren Urenkel; ein anderer Fall von der Vererbung einer Pockennarbe, über welchen Dr. Meissen berichtet, dürfte ebenfalls nicht anzufechten sein; von ganz unzweifelhafter Beweiskraft ist ferner der von Prof. Eimer[5]) erzählte

[1]) Semper, l. c. I, S. 83, 189.

[2]) Weismann, Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie.

[3]) Virchow, Bericht über die 58. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in München 1885.

[4]) Vergl. Weismann, l. c. S. 93.

[5]) Eimer, Entstehung der Arten . . ., S. 190. Hier auch nähere Angaben über die beiden vorhergehenden Fälle.

Fall, dass sein Assistent Dr. Vosseler und dessen Bruder von ihrer Mutter eine durch Einklemmung zwischen Thürklinke und Thüre erzeugte Verkrümmung eines Fingers ererbt haben. Diese Beispiele sind deswegen von ganz besonderem Werthe, weil hier Männer der Wissenschaft in vollem Bewusstsein der Bedeutung der Frage und der wissenschaftlichen Verantwortlichkeit über eigene Erfahrung berichten.

Auch auf anderen Gebieten liegen Beobachtungen vor, welche aufs Entschiedenste für Vererbung erworbener Eigenthümlichkeiten sprechen; dahin gehört das schon oben erwähnte Auftreten der Tabaksmaus in Poschiavo, bei welcher durch die äusseren Verhältnisse der Pelz dunkel geworden und selbst die Knochen gebräunt sind. Natürlich entstehen diese sehr bedeutenden Unterschiede gegen die gemeine Hausmaus, welche grösser sein sollen als die Abweichungen zwischen Hausratte und Wanderratte *(Mus rattus* und *Mus decumanus),* nicht innerhalb einer Generation, sondern dieselben haben sich im Laufe vieler Generationen allmälig angehäuft, wie das von Fatio ausdrücklich hervorgehoben wird, und wir haben also hier einen ganz ausgezeichneten Fall der Vererbung und Anhäufung erworbener Eigenthümlichkeiten.

Ebenso verhält es sich mit den höchst merkwürdigen Versuchen von Schmankewitsch über den Einfluss des Salzgehaltes im Wasser auf verschiedene Krebse, namentlich auf solche aus der Abtheilung der Phyllopoden.[1]) Die Angehörigen der Gattung *Artemia* leben in Salzwasserseen, und man hat unter denselben mehrere Arten unterschieden; *Artemia salina* und *Artemia Milhauseni* sind zwei dieser Formen, welche ziemlich erheblich voneinander abweichen und auch unter verschiedenen Lebensverhältnissen vorkommen, indem *Artemia salina* in schwächerem, *Artemia Milhauseni* in concentrirterem Salzwasser lebt. Schmankewitsch ist es nun gelungen, in Aquarien durch allmälige Steigerung des Salzgehaltes im Wasser aus *Artemia salina* im Verlaufe mehrerer Generationen *Artemia Milhauseni* zu züchten, und dieselbe Umwandlung fand in der Natur statt, als in einem Salzteiche durch allmälige Verdunstung der Salzgehalt des Wassers stieg. In derselben Weise gelang auch der umgekehrte Versuch, indem durch allmälige Verdünnung des Wassers *Artemia Milhauseni* in *Artemia salina* umgewandelt wurde.

Dieses letztere Experiment konnte jedoch noch viel weiter getrieben werden, indem es Schmankewitsch gelang, durch sehr allmälige Zufügung von süssem Wasser bis zu vollständiger Aussüssung *Artemia salina* ihrerseits

---

[1]) Schmankewitsch, Zur Kenntniss des Einflusses der äusseren Lebensbedingungen auf die Organisation der Thiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1877, Bd. XXIX, S. 429. — Vergl. ferner C. Claus, Ueber die Charaktere der Gattung *Artemia* im Gegensatze zu *Branchipus*. Anzeiger der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe, 1886, Nr. 7.

noch weiter umzuzüchten, in eine Form, die man in einer ganz anderen Gattung, bei *Branchipus*, untergebracht hatte (*Branchipus ferox*). Die beiden Gattungen *Artemia* und *Branchipus* sind zwar nahe miteinander verwandt, sind aber doch durch Kennzeichen voneinander geschieden, welche in keiner Weise als sehr geringfügig bezeichnet werden können. *Artemia* stellt eine verhältnissmässig tieferstehende, weniger entwickelte Form dar.

Diese Beobachtungen sind in mehrfacher Beziehung wichtig, und wir werden noch später auf dieselben zurückkommen; was hier für uns zunächst in Betracht kommt, ist der Umstand, dass die weitgehenden, ausschliesslich durch die Einwirkung äusserer Verhältnisse verursachten Veränderungen nicht sofort in voller Stärke hervortreten, sondern dass dies erst allmälig im Laufe mehrerer Generationen der Fall ist. Wir haben es also hier mit unbestreitbaren Beispielen einer Vererbung erworbener Eigenthümlichkeiten zu thun.

Wir werden später bei Besprechung der Befestigung erworbener Merkmale noch eine Anzahl von Thatsachen kennen lernen, aus welchen sich derselbe Schluss mit Nothwendigkeit ergibt, und wir dürfen dadurch die in Rede stehende Frage als entschieden betrachten; so geistvoll die Auseinandersetzungen von Weismann sind, so können sie doch vollständig widersprechenden Beobachtungen gegenüber nicht bestehen, sowenig als irgend eine andere Theorie, welche durch ihre Grundprincipien gezwungen ist, die Erblichkeit erworbener Eigenschaften zu leugnen.

Wir kehren zu den Untersuchungen von Schmankewitsch über die Veränderungen von *Artemia* und *Branchipus* unter der Einwirkung des Salzgehaltes im Wasser zurück; auf den ersten Blick scheint hier ein ganz auffallender Beleg für die Richtigkeit der Ansicht zu liegen, dass unter dem unmittelbaren Einflusse äusserer Lebensbedingungen erworbene Eigenschaften nicht dauernd befestigt werden können, sondern selbst bei sehr bedeutendem Betrage wieder verschwinden, sobald die Form unter die ursprünglichen Verhältnisse zurückversetzt wird. Allein in Wirklichkeit ist das nicht der Fall; dass derartige Eigenschaften durch Rückschlag verloren gehen und dabei eine vollständige Rückkehr zu der ursprünglichen Form eintreten kann, darf unbedingt zugegeben werden, wenn noch kein sehr langer Zeitraum seit Erwerbung der neuen Merkmale vergangen ist und diese noch nicht durch Vererbung während überaus zahlreicher Generationen befestigt sind. Gerade das ist aber bei den Krebsen salziger Binnenwässer nicht der Fall, da der Salzgehalt ihrer Wohnstätten zu den allerunbeständigsten Factoren gehört, die wir überhaupt kennen; es dürfte schwer sein, irgend ein anderes Verhältniss zu finden, welches durch die unbedeutendsten klimatischen oder geologischen Veränderungen in so hohem Grade betroffen wird als dieses. Es kann daher kaum vorkommen, dass irgend eine der in Salztümpeln und -Seen lebenden *Artemia*-Arten durch wirklich lange Zeiträume gleichen Bedingungen ausgesetzt bleibt und ihre durch unmittelbare

Einwirkung der äusseren Verhältnisse erworbenen Merkmale fixire. Damit hängt wohl auch die allgemein bekannte Thatsache der ausserordentlichen Unbeständigkeit und Variabilität der Brackwasserconchylien zusammen.

Ueber die Frage, ob erworbene Eigenthümlichkeiten dauernd in den Artcharakter aufgenommen werden können, kann natürlich auch das Experiment nicht entscheiden, da wir nicht über die erforderliche Zeit verfügen, ja es ist kaum anzunehmen, dass ein zur Zeit der ersten ägyptischen Pharaonendynastie begonnener und bis heute ununterbrochen fortgesetzter Versuch in dieser Beziehung als genügend betrachtet werden könnte. Wir stehen hier einer Frage gegenüber, welche in anderer Weise entschieden werden muss und über die in der That eine Reihe wichtiger und geradezu entscheidender Beobachtungen vorliegt.

Hierher gehören in erster Linie diejenigen Fälle, in welchen jetzt oder in der Vorzeit irgend eine Thier- oder Pflanzengesellschaft eines bestimmten Bildungsraumes in verschiedenen Arten, Gattungen, Familien und selbst Classen durch irgend ein mehr oder weniger auffallendes Merkmal ausgezeichnet ist, welches in keiner Weise durch gemeinsame Abstammung, gemeinsame Anpassung u. s. w. erklärt werden kann. Hierher gehört z. B. das düstere Colorit der Insecten und Vögel auf den Galopagos, die schwärzliche Färbung der meisten Meeresconchylien an der Westküste von Südamerika, die eigenthümliche Abänderung der Flügel aller Segelfalter auf Celebes, welche Wallace erwähnt.[1]) Unter den fossilen Vorkommnissen gehören hierher die Schnecken einer eocänen Meeresablagerung in Australien, welche fast alle, obwohl den verschiedensten Gattungen angehörig, geradezu monströs aufgetriebenen Nucleus zeigen.

Allerdings muss man bei Beurtheilung solcher Fälle sehr vorsichtig sein; so könnte man sich versucht fühlen, die sehr geringe Grösse und das unscheinbare Aussehen der Blüthen an den meisten Pflanzen der Galopagos derselben Ursache zuzuschreiben wie die Färbung der Vögel und Insecten, oder in jener wenigstens ebenfalls eine unmittelbare Folge der Einwirkung äusserer Verhältnisse suchen; allein das wäre sehr gewagt, denn die Reduction der Blüthen kann hier mit viel grösserer Wahrscheinlichkeit der Aermlichkeit der Insectenbevölkerung zugeschrieben werden, welcher kein hervorragender Einfluss auf die Befruchtung der Pflanzen zukommt, so dass das Vorhandensein auffallender, die Kerfe lockender Blumen nicht mehr von Vortheil ist.

Von ganz besonderer Bedeutung für unsere Frage sind diejenigen Fälle, in welchen ein Localcharakter einer solchen Fauna oder Flora auch als individuelle Abänderung unter denjenigen Formen auftritt, welche erst in verhältnissmässig später Zeit in diese Gesellschaft gelangt sind. So kommen z. B. an den verschiedensten Küsten eigenthümliche Pflanzenarten und -Gattungen vor,

---

[1]) Wallace, Die malayischen Papilioniden als Illustration der natürlichen Zuchtwahl. Beiträge zur Theorie der natürlichen Zuchtwahl. Deutsche Ausgabe, 1870, S. 190.

welche durch besonders saftige, fleischige Blätter ausgezeichnet sind; ausserdem aber zeigen manche andere Pflanzen, die im Binnenlande keine Spur von fleischigen Blättern haben, an der Küste die Anlage zur Bildung solcher als individuelle Variation. Ganz ähnlich verhält es sich mit den Sippen *Adacna* und *Monodacna*, durch dünne Beschaffenheit der Schale und starke Reduction des Schlossapparates ausgezeichnete Untergattungen der Familie der Cardien oder Herzmuscheln, welche in schwach gesalzenen Binnenbecken der Vorzeit wie der Jetztwelt auftreten und ein Merkmal im Uebermaass ausgebildet zeigen, welches als individuelle Abänderung bei Exemplaren des gemeinen *Cardium edule* auftritt, welche in Aestuarien von Flüssen oder sonst in Wasser mit vermindertem Salzgehalte leben.[1])

Wohl die auffallendsten Beispiele dieser Art liefern die altpliocänen Binnenablagerungen des südöstlichen Europa und der Westküste von Kleinasien; hier war bei Beginn der Pliocänzeit eine Anzahl grosser, schwach salziger Binnenseen vorhanden, welche allmälig ausgesüsst wurden, wie daraus geschlossen werden kann, dass Brackwasserconchylien nur in den ältesten Absätzen dieser Seen reichlich vorhanden sind, dann aber allmälig verschwinden. In diesen sich aussüssenden Seen fand nun eine allmälige Umgestaltung der Conchylienfauna statt, indem die Angehörigen sehr verschiedener Gattungen auffallende Knoten und Rippen am Gehäuse erhalten, oder in Ermanglung dieser eine Verdickung der Schale und bei Schnecken eine wulstige Ausbildung der Mündung eintritt; es ist dies zu beobachten bei *Vivipara, Melanopsis, Bythinia, Neritina, Unio,* und zeigt sich gleichmässig in verschiedenen Seen in Westslavonien, Westrumänien und auf Kos, vermuthlich auch auf Rhodus, auf Euboea und in dem Becken von Ipek in Albanien. Hier ist es offenbar sehr wahrscheinlich, dass dieser gemeinsame Charakter der directen Wirkung der Aussüssung des Wassers zugeschrieben werden muss, und eine vollständige Bestätigung dieser Auffassung erhalten wir dadurch, dass in dem grossen niederungarischen Becken, in welchem die Viviparen glatt bleiben, eine Aussüssung nachweisbar nicht oder nur in geringem Maasse stattfand, indem hier auch in den jüngeren Ablagerungen noch Cardien [2]) vorkommen.

Allerdings wird man in diesen Fällen nicht mit Bestimmtheit sagen können, dass der gesammte Betrag dieser Abänderungen auf die unmittelbare

---

[1]) Eine merkwürdige Erscheinung an Hausthieren schlägt vielleicht in dasselbe Gebiet ein; Schweizer Vieh, das in verschiedene Gegenden Ungarns eingeführt wird, nimmt daselbst einen anderen Charakter an, es erhält längere, schlankere Hörner und längere Beine, zwei Merkmale, welche bekanntlich bei dem eingebornen ungarischen Rinde sehr ausgeprägt hervortreten. Ich wurde auf diese Thatsache von Herrn Professor Wilkens in Wien aufmerksam gemacht, und dieselbe wurde mir von einem sehr erfahrenen Landwirthe, Herrn Ziegler in Csakathurn, bestätigt.

[2]) Cardien, grosse Congerien.

Wirkung äusserer Einflüsse zurückgeführt werden kann, sondern es ist sehr wahrscheinlich, dass bei der beträchtlichen Anhäufung und der Fixirung der neuen Merkmale Zuchtwahl mitwirkte. Wohl war ich früher, als ich die merkwürdigen Verhältnisse von Slavonien und Kos kennen lernte und beschrieb, anderer Meinung und gab derselben auch Ausdruck; ich war nämlich der Ansicht, dass das Knotigwerden und die Verdickung der Schale einen für das Thier ganz gleichgiltigen Charakter darstelle, dass mithin die natürliche Zuchtwahl dabei nichts zu thun haben könne.[1]) Seither haben mich aber die schönen Untersuchungen von Clessin über die Conchylien der Alpenseen bezüglich der Bedeutung der Schalencharaktere für das Thier den Wirkungen des Wellenschlages gegenüber belehrt.[2])

In gewisser Beziehung zu dem unmittelbaren Einflusse äusserer Lebensbedingungen steht die Wirkung vermehrten und verminderten Gebrauches der einzelnen Theile des Organismus; es ist eine allbekannte Thatsache, dass z. B. durch eifriges Turnen, Rudern oder Schwimmen die dabei in Betracht kommenden Theile der Muskulatur mächtig verstärkt werden, und dass dasselbe bei Handwerkern der Fall ist, welche z. B. ihre Arme bedeutend anstrengen, während andererseits vollständige Unthätigkeit ein Schwinden derselben Muskeln zur Folge hat. Aehnliches wird auch auf anderen Gebieten beobachtet, Knochen, Drüsen, Sinnesorgane sind in ihrer Ausbildung vielfach von dem grösseren oder geringeren Gebrauche abhängig, der von denselben gemacht wird.

Schon früher wurde hervorgehoben, dass dieser Factor bei der Rückbildung der rudimentären Organe in hervorragendem Maasse, aber allerdings unter Mitwirkung der Selection thätig sei; es entsteht nun aber die Frage, ob eben diesem Vorgange, der »functionellen Anpassung«, nicht eine weit grössere Wirksamkeit zukomme, und wie derselbe zu erklären sei. Bekanntlich hat Lamarck der Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe den allergrössten Einfluss auf die Formbildung der Thiere zugeschrieben, während bei der Neugestaltung der Abstammungslehre durch Darwin und Wallace dieser Seite der Frage sehr wenig Beachtung geschenkt wurde. In der That waren manche der von Lamarck gemachten Annahmen und der angeführten Beispiele unrichtig, allein darin liegt noch durchaus kein Beweis für die geringe Bedeutung des ganzen Principes.

Erst in neuester Zeit hat man der Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch sehr mit Recht wieder grössere Aufmerksamkeit zugewendet, und

---

[1]) Neumayr und Paul, Congerien- und Paludinenschichten in Westslavonien. Abhandlungen der geolog. Reichsanstalt, Bd. VII, S. 102.

[2]) Beiträge zur Molluskenfauna der oberbairischen Seen. Correspondenzblatt des Regensburger naturwissenschaftlichen Vereines, 1873, S. 56, 57, 99, 114, 147, 179; 1874, S. 39, 99, 115, 180; 1875, S. 114.

namentlich W. Roux hat in seinem bedeutenden Werke über den Kampf der Theile im Organismus die Lehre von der functionellen Anpassung vertieft und die grosse Wichtigkeit dieses Factors nachgewiesen, ein Fortschritt, welcher zu den bedeutendsten gerechnet werden darf, welche die Abstammungslehre in den letzten 30 Jahren gemacht hat, indem auf diese Weise die Erklärung des häufigen und gesetzmässigen Auftretens zweckmässiger Abänderungen auf mechanischem Wege ermöglicht wird.[1])

Als der wesentlichste Factor erscheint dabei der Umstand, dass ähnlich wie unter den vollständigen Geschöpfen, so auch unter den kleinen und kleinsten Theilchen jedes einzelnen Organismus Concurrenz und Auswahl stattfindet, so dass jede Aenderung eines Organes sich aus den schon aus einem Kampfe hervorgegangenen und daher angepassten Aenderungen seiner einzelnen Theilchen zusammensetzt und somit selbst in einer verhältnissmässig grossen Zahl von Fällen zweckmässig angepasst ist. Zunächst werden die kleinsten Elemente, die Molecüle, welche die Zellen zusammensetzen, untereinander um Nahrung und Raum concurriren, diejenigen, welche die grösste Assimilationsfähigkeit haben, werden sich vergrössern, sie werden dadurch die minder günstig ausgestatteten einengen, beschränken und endlich verdrängen; ebenso werden unter den Zellen die in ähnlicher Weise Begünstigten vor Allen Nahrung aufnehmen und sich vermehren, und so sehen wir, dass schon durch den Kampf dieser kleinen und kleinsten Elemente des Körpers ein Aufbau des letzteren aus günstig beschaffenen und assimilationsfähigen Theilen hervorgerufen und im Laufe der Vererbung gesteigert wird. Auch unter den Geweben, den Muskelfasern, Drüsengeweben, Bindegewebe wird ein analoger Wettstreit, zunächst um Raum und Nahrung stattfinden, aber hier wird für den Organismus nicht mehr die möglichste Stärkung und Entwicklung einer Gewebeart von Nutzen sein, sondern diejenige Gestaltung, bei welcher jedes Gewebe eine seiner Aufgabe entsprechende Entwicklung findet, ein Gleichgewichtszustand hergestellt wird.

Dasselbe wird auch bezüglich der einzelnen Organe, der verschiedenen Muskeln, Drüsen, der Theile des Nervensystems, der Knochen u. s. w. stattfinden, und bei dieser höchsten Stufe des Kampfes der Theile um Raum und Nahrung wird ebenfalls wie bei den Geweben ein Gleichgewichtszustand, eine Anpassung an die jedem Organe zukommende Function den grössten Vortheil gewähren; eine solche herzustellen wird natürlich der Kampf der Individuen bestrebt sein. Die entscheidende Frage, um welche es sich hier handelt, ist die, ob, abgesehen von der Wirkung dieses letzten Factors, nur durch die Concurrenz der Organe eine

---

[1]) Vergl. namentlich W. Roux, Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881. — C. Claus, Lamarck als Begründer der Descendenzlehre. Wien 1888. — C. Claus, Ueber die Werthschätzung der Zuchtwahl als Erklärungsprincip. Wien 1888.

functionelle Anpassung, wie sie gefordert wird, auch wirklich angebahnt wird und auf welche Weise. Die frühere Annahme war nur die, dass die viel gebrauchten Theile sich stärker entwickeln, die wenig oder nicht gebrauchten Theile zurückgehen und schwinden, und zwar wahrscheinlich aus dem Grunde, weil in Folge starken Gebrauches in den betreffenden Theilen stärkere Blutcirculation, d. h. gesteigerte Nahrungszufuhr und in Folge dessen Zunahme stattfindet und umgekehrt.

Diese Auffassung ist jedoch, wie Roux gezeigt hat, nicht richtig; die Annahme, dass die Vergrösserung nur durch gesteigerte Nahrungszufuhr bewirkt werde, ist an sich schon bei allen Organen unzulässig, welche nicht all' den ihnen zugeführten Nahrungsstoff verbrauchen; ausserdem aber besteht die functionelle Anpassung nicht nur in einer Vergrösserung in Folge stärkeren Gebrauches, sondern sie schliesst auch eine zweckmässige Anordnung der einzelnen Theile und eine Vergrösserung in bestimmter Richtung in sich. So werden, um ein möglichst einfaches Beispiel zu gebrauchen, die Armmuskeln eines Turners nicht nach allen Richtungen grösser, sondern sie werden nur dicker, mithin functionsfähiger, während ein Wachsthum in der Längenrichtung, das für den Gebrauch des Muskels natürlich schädlich wäre, nicht stattfindet. Ein solches Verhältniss ist durch einfache Vermehrung der Nahrungszufuhr nicht zu erklären, und ebenso verhält es sich z. B. mit der Richtung der Stützbälkchen in den Knochen, welche in der Direction des stärksten Druckes oder Zuges zweckmässig angeordnet sind und eine solche Anordnung auch secundär annehmen, wenn etwa bei schiefer Heilung eines Knochenbruches eine Aenderung in der Druckrichtung eintritt. Es muss daher angenommen werden, dass verstärkter Gebrauch auf die einzelnen Organe und ihre Theile nicht nur einen Reiz zur vermehrten Nahrungsaufnahme und Assimilirung, somit zur Vergrösserung, einen »trophischen Reiz« ausübt, sondern dass dabei unmittelbar unter der Wirkung desselben Reizes eine zweckmässige Anordnung und Structur erfolgt. Wenn z. B. in einem Knochen der Hauptdruck, den er beim Functioniren erleidet, in einer bestimmten Richtung orientirt ist, so wird auch der trophische Reiz besonders in dieser Richtung thätig sein, es wird also dadurch unmittelbar eine Anordnung der Stützbälkchen in diesem Sinne erfolgen. Ebenso muss auf demselben Wege auch eine Differencirung der Theile angebahnt werden, indem jeder derselben der ihm zukommenden Function und dem durch sie erzeugten Reize entsprechend geformt wird.

Die Lehre von der functionellen Anpassung steht uns allerdings heute noch nicht in einer ganz fertigen Form gegenüber, es ist der erste Schritt in dieser Richtung geschehen, und die Frage bedarf nun einer eingehenden Durcharbeitung und Prüfung von den verschiedensten Seiten. So viel aber ist heute schon klar, dass der Grundgedanke ein durchaus richtiger ist, und dass auf diesem Wege eine Reihe von Schwierigkeiten gemindert wird, welche der

Selectionstheorie gegenüberstanden, so die Bildung der ersten Anfänge sehr complicirter Organe, der Einwurf der Seltenheit passender individueller Abänderung u. s. w.

Dabei darf aber nicht übersehen werden, dass bei einer solchen Auffassung doch Manches noch unklar ist; das gilt in erster Linie von der gegenseitigen Begrenzung der Wirkung von functioneller Anpassung und natürlicher Zuchtwahl. Man könnte geneigt sein, der letzteren nun nur einen verhältnissmässig geringen Einfluss zuzugestehen, allein eine solche Auffassung kann wohl nicht als richtig angesehen werden. Die natürliche Zuchtwahl wird sich der von der functionellen Anpassung gelieferten günstigen Abänderungen bemächtigen, wird sie häufen und fixiren, und wir können dem Kampfe der Organe keine andere Wirkung zuschreiben als die, dass günstige und dem Verhältnisse angepasste individuelle Variationen verhältnissmässig häufig auftreten, und dass zahlreiche gleichartig gebaute Theile von Organen gleichzeitig in derselben Richtung abzuändern beginnen. Die Frage, ob durch functionelle Anpassung allein namhafte günstige Abänderungen fixirt werden können, muss verneint werden, da ein Ausschluss der Mitwirkung natürlicher Zuchtwahl, sobald einmal vortheilhafte Abänderungen auftreten, überhaupt nicht denkbar ist. Wenn man ein Bild gebrauchen will, so lässt sich die functionelle Anpassung etwa der mechanischen Aufbereitung armer, an sich nicht schmelzwürdiger Erze vergleichen, welche auf diese Weise einer lohnenden Verhüttung zugeführt werden können.

Eine sehr merkwürdige Art von Abänderungen bildet der sogenannte Atavismus, der Rückschlag auf eine Eigenthümlichkeit, welche bei mehr oder weniger weit entfernten Vorfahren vorhanden, aber im Laufe der Generationen verloren gegangen war. Die Zahl der Beispiele bei den Hausthieren und Culturpflanzen ist eine überaus grosse; bei ganz rein gezüchteten Haustauben vom verschiedensten Colorit tritt oft plötzlich mehr oder weniger deutlich die eigenthümliche Färbung der wilden Stammart, der Felstaube, hervor; das Pferd stammt von einem dreizehigen Thiere, dem *Hippotherium*, ab, und vereinzelt kommen auch jetzt noch Pferde vor, die durch das Vorhandensein einer grösseren Seitenzehe an ihren tertiären Ahnen erinnern; bekanntlich verlieren fast alle unsere Culturrassen beim Verwildern ihre durch die Züchtung erworbenen Eigenthümlichkeiten und kehren wenigstens in einem Theile der Charaktere zu der wilden Stammform zurück.

Diese Fälle des Rückschlages treten in der Regel ziemlich unvermittelt und sprungweise auf; von solchem Vorkommen können wir der Natur der Sache nach bei den fossilen Formen nichts nachweisen, dagegen gibt es zahlreiche mutirende Reihen, welche einen erworbenen Charakter allmälig wieder verlieren und dadurch, ohne zu der Stammform zurückzukehren, sich in vieler Beziehung dieser wieder nähern.

Es ist eine der merkwürdigsten Erscheinungen, dass plötzlich eine Eigenthümlichkeit, die, wie z. B. die Seitenzehen des *Hippotherium*, Hunderttausende oder Millionen von Jahren verloren war, plötzlich bei einem späten Enkel wieder erscheint; die Fähigkeit, den betreffenden Theil gelegentlich wieder zu entwickeln, muss bei allen zwischenliegenden Generationen in latentem Zustande vorhanden gewesen sein, ohne dass wir uns eine bestimmte Vorstellung davon machen können, wie dies möglich war, oder welche Ursachen das Wiederhervortreten bewirkt haben. Wir streifen hier eines der dunkelsten und schwierigsten Gebiete, in das einzudringen noch keiner der darauf bezüglichen geistreichen Hypothesen gelungen ist, das noch ganz und voll der Forschung der Zukunft aufbewahrt bleibt.

In den wichtigsten Zügen haben wir die Abstammungs- und Selectionslehre und einen Theil des Beweismaterials für dieselbe kennen gelernt. Allerdings konnte dies namentlich in den dem paläontologischen Standpunkte ferner liegenden Theilen meist nur in flüchtiger Weise geschehen, und eine Menge wichtiger Beobachtungen auf paläontologischem Gebiete, deren nähere Darlegung erst in den folgenden Abschnitten folgen wird, konnten nur gestreift werden. Immerhin aber haben wir gesehen, wie die ursprüngliche Lehre Darwin's die leitenden Ideen aufstellt; sie lässt in manchen Einzelheiten Lücken, welche Angriffe ermöglichen, wir sehen aber, wie die Erweiterung der Untersuchungen immer neue Thatsachen und Gesichtspunkte zu Tage fördert, durch welche die meisten Schwierigkeiten überwunden werden.

Phyletische Lebenskraft.

Als ersten Einwurf, der die Möglichkeit der Abstammungslehre von vorneherein abschneiden sollte, haben wir vor Allem den angeblichen Erfahrungssatz von der unbedingten Beständigkeit der Art kennen gelernt und uns von der mangelhaften Begründung desselben überzeugt; im Gegentheile sahen wir in den Züchtungsversuchen, in den Thatsachen der geographischen Verbreitung von Thieren und Pflanzen und in den paläontologischen Formenreihen einen dreifachen unwiderlegbaren Beweis für die thatsächliche Umbildung der Arten. Die weitere Betrachtung der Ergebnisse von Geologie und Paläontologie, der gesammten Systematik, Morphologie und Embryologie führte mit zwingender Logik weiter zu der Annahme, dass alle Organismen von niedrigen einzelligen Wesen abstammen. Zuletzt wurde die theoretische Erklärung dieser Thatsachen besprochen, wie sie wesentlich von Darwin gegeben und von seinen Nachfolgern in einzelnen Punkten ergänzt wurde.

Es entsteht nun die grosse Frage, ob die angegebenen Ursachen zur Erklärung der allmäligen Umbildung genügen, als deren Ergebniss die jetzige Lebewelt vor uns steht. Allerdings liegt hier eine Reihe von Schwierigkeiten

vor; die Entstehung des Fortschrittes von den niedrigsten bis zu den höchsten Formen, die morphologischen Charaktere werden als solche genannt; wir haben gesehen, dass sie keine unübersteiglichen Hindernisse bieten. Allein wir müssen uns hier noch mit einer Reihe anderer Erscheinungen beschäftigen, deren Bedeutung, wie ich glaube, noch nicht genügend gewürdigt worden ist; es sind das jene Fälle, in welchen sehr verwickelte Merkmale sich ganz übereinstimmend bei verschiedenen Stämmen von Lebewesen entwickelt haben.

Bei einfachen Vorkommnissen ist allerdings keine wesentliche Schwierigkeit vorhanden; bei den überaus zahlreichen Fällen, in welchen nahe miteinander verwandte Formenreihen ein beliebiges Merkmal in ungefähr gleicher Weise entwickeln, ist eine Deutung leicht möglich. Schon Darwin hat darauf hingewiesen, dass ähnliche Organismen unter gleichen Verhältnissen analog abändern, und nach dem, was oben über die Bedeutung der Constitution der Formen für die Bildung der individuellen Abweichungen und über functionelle Anpassung gesagt wurde, ist das sehr begreiflich; da überdies bei sehr ähnlichen und unter gleichen Bedingungen lebenden Wesen auch dieselben Abänderungen von Nutzen sein werden, so lässt sich auch die Befestigung dieser Abänderungen leicht verstehen. Als ein Beispiel dieser Art kann die gleichmässige Mutation der schon öfter erwähnten Paludinen aus pliocänen Süsswasserbildungen Südost-Europas gelten, bei welchen verschiedene Formenreihen in verschiedenen Gegenden Kiele und Knoten auf ihren Gehäusen erhalten.

Allein es treten andere und weit schwierigere Fälle auf; so finden wir z. B., dass in den allerverschiedensten Formenreihen der Ammonitiden eine allmälig immer verwickeltere Bildung der Kammerscheidewände eintritt, durch welche diese Theile in der auffallendsten Weise umgestaltet werden; einzelne dieser Reihen erreichen den Höhepunkt der Ausbildung in dieser Beziehung schon in der oberen Trias, bei anderen ist die Umänderung eine weit langsamere, und sie zeigt den stärksten Grad während der Jura- oder der Kreideformation. Viele sterben aus, nachdem sie diese stärkste Entwicklung erlangt haben, andere bleiben sich während ziemlich langer Zeiträume gleich, während bei einer dritten Gruppe von Formenreihen Rückbildung eintritt. Wir werden später bei Besprechung der Cephalopoden auf diese Verhältnisse zurückkommen, hier mag nur auf den merkwürdigen Parallelismus zahlreicher Formenreihen in ungleichen Zeitabschnitten hingewiesen werden.

Aehnlich verhält es sich mit der Entwicklung der Wirbelsäule bei den niedrigeren Wirbelthieren. Bei den am tiefsten stehenden Fischen ist noch keine Spur von Verknöcherung oder von einer Abtheilung in einzelne Wirbel vorhanden, sie besitzen einen einfachen ungegliederten Rückenstrang, und die Entwicklung vollständiger Wirbel geht selbstständig und unabhängig voneinander bei sehr verschiedenen Gruppen der Fische und der Amphibien vor sich; und obwohl dieser Vorgang sich nicht bei allen in derselben Weise abspielt, sondern

ganz verschiedene Typen in der Ausbildung auftreten, ist doch das endlich entstehende Organ bei allen, wenigstens den Hauptgrundzügen seines Baues nach, dasselbe.

Abgesehen von den niedrig organisirten Monotremen, welche das Schnabelthier und den Ameisenigel (*Ornithorhynchus* und *Echidna*) umfassen, zerfallen alle Säugethiere in zwei grosse Hauptgruppen, in die Beutelthiere oder Marsupialier und in die Placentalthiere, welche, abgesehen von anderen, minder wichtigen Merkmalen, durch die Art ihrer Entwicklung im Mutterleibe ausgezeichnet sind. Bei den Beutelthieren fehlt der Aderkuchen oder die Placenta, die Jungen kommen sehr früh und in sehr unentwickeltem Zustande zur Welt und werden dann von der Mutter in dem durch die eigens dazu bestimmten Beutelknochen (*Ossa marsupialia*) gestützten Beutel getragen, in welchem sich die Milchdrüsen befinden. An diese angesaugt bleibt das Junge lange Zeit in dem Beutel, bis es weit genug entwickelt ist, um selbstständig auftreten zu können. Ausserdem sind die Beutelthiere noch durch geringe Entwicklung des Gehirnes, durch die einwärts gebogene Hinterecke des Unterkiefers, das Vorhandensein grosser Gaumenlöcher u. s. w. ausgezeichnet.

Im Gegensatze zu diesen Marsupialiern, welche jetzt mit Ausnahme der amerikanischen Beutelratte (*Didelphys*) ganz auf die australische Region beschränkt sind, zeigen die Placentalthiere, welche die grosse Hauptmasse aller Säugethiere sammt dem Menschen umfassen, eine ganz andere Entwicklung. Das Junge bleibt bis zu einem viel weiteren Ausbildungsstadium im Mutterleibe, und bei seiner Ernährung spielt ein sehr zusammengesetztes Gebilde, der Aderkuchen oder die Placenta, eine hervorragende Rolle; dagegen fehlen der Beutel, der Beutelknochen und die anderen oben genannten Merkmale der Marsupialier.

Die Marsupialier stehen in ihrer ganzen Organisation viel tiefer, sie sind geologisch sehr viel älter als die Placentalthiere, und diese stammen ohne Zweifel von Beutelthieren ab. Hiebei zeigte sich nun bald die folgende Schwierigkeit; eine Reihe von Forschern nahm an, dass das überaus wichtige und complicirte Organ des Aderkuchens den Beweis gemeinsamer Abstammung aller Placentalthiere von einer bestimmten Form von Beutelthieren liefere. Wenn man aber die einzelnen Gruppen dieser grossen Hauptabtheilungen miteinander vergleicht, so findet man die auffallende Thatsache, dass innerhalb beider ähnlich entwickelte und namentlich im Gebisse miteinander verwandte Parallelformen auftreten. Wir kennen unter den Marsupialiern Typen, welche auffallende Aehnlichkeit mit placentalen Insectenfressern, Raubthieren, Nagern mit den grossen Hufthieren u. s. w. zeigen, und dieses Verhältniss bestimmte wieder andere Forscher, die Placentalthiere nicht als eine einheitlich entstandene Abtheilung zu betrachten, sondern anzunehmen, dass sich zahlreiche verschiedene Gruppen von Marsupialiern in Placentalthiere umgewandelt haben, so die Raub-

beutler in Raubthiere, die marsupialen in placentale Insectenfresser u. s. w. Beide Ansichten konnten mit guten Gründen vertheidigt werden, bis in neuester Zeit die Entdeckungen von Cope in den ältesten Tertiärschichten von Nordamerika den sicheren Nachweis geliefert haben, dass alle Placentalthiere, deren Verwandtschaftsverhältnisse wir überhaupt näher beurtheilen können, von insectenfressenden Beutelthieren abstammen.

Die grosse Frage, welche nun entsteht, ist die, wie es kommt, dass in beiden Abtheilungen einander so nahe entsprechende Typen vorkommen; für die Insectenfresser allerdings erklärt sich dies einfach durch unmittelbare Abstammung, für die übrigen Gruppen aber stehen wir wieder vor einem auffallenden Parallelismus ganz verschiedener Formenreihen. Wohl kann man der übereinstimmenden Anpassung an dieselbe Lebensweise eine gewisse Aehnlichkeit zuschreiben, allein es muss doch sehr zweifelhaft erscheinen, ob wir dadurch die so weitgehende Annäherung in der ganzen Erscheinung erklären können. Als ein Beispiel mag der tasmanische Beutelwolf (*Thylacinus*) gelten, welcher in seiner Tracht vollständig einem Wildhunde etwa von der Grösse eines schwachen Wolfes gleicht; auch im Skeletbaue ist die Aehnlichkeit sehr erheblich, und sie kommt namentlich auch im Schädel zur Geltung, wenn auch die Form des Sagittalkammes, die einwärts gebogene Unterkieferecke, die Gaumenlöcher und die Bezahnung bei *Thylacinus* den Beutelthiercharakter in klarster Weise bekunden. Gerade darin liegt das Befremdende der Erscheinung, dass bei durchgreifender Verschiedenheit in der Organisation so merkwürdige äussere Uebereinstimmung herrscht.

Im Gebisse besteht der Hauptcharakter der placentalen Raubthiere darin, dass in jedem Kiefer einer der Backenzähne eigens zum Zerschneiden der Fleischnahrung als »Fleischzahn« oder »Reisszahn« ausgebildet ist, während die hinter demselben stehenden Backenzähne, die »Kauzähne«, breiter und höckeriger entwickelt sind;[1]) die Raubbeutler dagegen sind, abgesehen von der grösseren Zahl ihrer Schneidezähne, dadurch ausgezeichnet, dass ihnen die genannte Differencirung des Gebisses fehlt und die hinteren Backenzähne alle die Gestalt von nicht sehr ausgesprochenen Fleischzähnen besitzen. Dasselbe Merkmal finden wir bei der im älteren Tertiär verbreiteten, den Raubthieren sehr nahestehenden Ordnung der Creodonten wieder.

Aehnlicher Parallelismus der Entwicklung, wie er hier an einigen Fällen dargelegt wurde, kehrt mehrfach wieder; so zeigen sich z. B. bei der in Kohlenformation, Perm und Trias vorkommenden Amphibienordnung der Stegocephalen mancherlei Formen, die verschiedenen Abtheilungen der Reptilien auffallend ähnlich sind, und solche Verhältnisse kehren mehrfach wieder.

---

[1]) Eine Ausnahme bildet nur die in Madagascar vorkommende Gattung *Eupleres*, bei welcher in jedem Oberkieferaste zwei gleichgeformte Fleischzähne vorhanden sind.

Die Frage, welche uns nun entgegentritt, ist die, ob die Darwin'sche Theorie uns Mittel an die Hand gibt, so weitgehenden Parallelismus verschiedener Formenreihen, übereinstimmende Gestaltung gewisser Organe bei Angehörigen ganz verschiedener Classen (Wirbelsäule von Amphibien und Fischen) zu erklären, oder ob wir genöthigt sind, andere ihrem Wesen nach vorläufig unfassbare Kräfte als wirksam anzunehmen. Von Mimicry kann natürlich bei Thieren, die theilweise nicht zur selben Zeit oder nicht an denselben Orten leben, oder bei Organen, die äusserlich gar nicht sichtbar sind, keine Rede sein; dagegen haben wir es in all' diesen Fällen mit Anpassungen derselben Art oder an übereinstimmende Lebensverhältnisse zu thun. Das ist offenbar der Fall mit der höheren Entwicklung der Kammerscheidewände bei verschiedenen Ammoniten, mit der Bildung einer verknöcherten und gegliederten Wirbelsäule bei Fischen und Amphibien; die ähnliche Gestalt von *Archegosaurus* und Krokodil, von Beutelwolf und Hund, von Beutelnagern und Nagethieren gehen mit übereinstimmender Lebensweise Hand in Hand. Die grosse und schwierige Frage aber ist, ob wir denn anzunehmen berechtigt sind, dass so überaus weitgehende und geradezu erstaunliche Aehnlichkeiten lediglich auf diesem Wege erzielt werden können. Wir müssen gestehen, dass bei der grossen Menge verschiedener Möglichkeiten der Abänderung und Anpassung diese Frage nicht unbedingt bejaht werden darf, und wir stehen also hier vor einem noch ungelösten Räthsel.

Abgesehen von diesen Fällen von Parallelismus verschiedener Formengruppen gibt es noch andere Erscheinungen, welche zu ähnlichen Erwägungen führen, und dahin gehört namentlich das Auftreten sehr auffallender oder sehr verwickelter Eigenthümlichkeiten, für welche wir keinen Nutzen für den Organismus einsehen können. Solchen Schwierigkeiten stehen zwei entgegengesetzte Richtungen gegenüber; die eine sucht auf mechanischem Wege auch diejenigen Fälle, welche noch Schwierigkeiten bieten, auf die einfachen, vor unseren Augen wirkenden Ursachen zurückzuführen, sie ist der Ansicht, dass es sich nicht um wirkliche Widersprüche mit der Theorie handelt, sondern nur um einzelne ausserordentlich verwickelte und schwer deutbare Fälle, zu deren Verständniss noch nicht die nothwendige Menge von Beobachtungen vorliegt, oder deren Deutung noch nicht mit voller Kraft angestrebt worden ist. Es lässt sich nicht leugnen, dass die wirklich grossen Erfolge, welche planmässige Untersuchungen in einer Reihe der verwickeltsten und scheinbar räthselhaftesten Fälle schon erzielt haben, dieser Auffassung in hohem Grade günstig sind; man braucht sich nur der Arbeiten von Darwin und zahlreicher anderer über die Bedeutung der überaus seltsamen Formen und Einrichtungen der Blüthen von Orchideen, Papilionaceen und anderer Pflanzen zu erinnern, welche die Befruchtung durch fremden Pollen mit Hilfe der die Blumen besuchenden Insecten bezwecken, oder an die Untersuchungen von Weismann über die Farbenzeichnung der Sphinxraupen.

Eine andere Richtung dagegen hält die Schwierigkeiten, welche in dieser Beziehung vorliegen, für so bedeutend, dass sie die Möglichkeit einer Erklärung durch irgend eine der bisher besprochenen Ursachen als ausgeschlossen betrachtet und daher das Eingreifen eines anderen Factors annimmt, welcher naturwissenschaftlich nicht unmittelbar fassbar ist. Welcher Art dieser Factor sei, wird allerdings von verschiedenen Seiten sehr verschieden aufgefasst, oder richtiger gesagt, er wird sehr verschieden benannt, als »inneres Entwicklungsgesetz«, als »phyletische Lebenskraft« u. s. w. Es sind manche Versuche gemacht worden, denselben zu definiren, seine Wirkungsart zu schildern, selbst eine solche Annahme mit einer mechanischen Naturauffassung in Einklang zu bringen, aber immer ohne Erfolg. All das sind nur Worte, welche an die Stelle des Geständnisses der Unmöglichkeit, eine Erklärung zu geben, gesetzt werden, welche weiter nichts sind als eine Umschreibung der Ansicht, dass die Organismen ihre Entwicklung in Folge einer wissenschaftlich nicht fassbaren Prädestination genommen haben. Vielfach wird diese letztere Anschauung ganz entschieden vertreten, so dass die älteren Organismen wenigstens zum Theile nur als Vorbereitungsstadium für eine spätere Entwicklung angesehen werden. Gerade mit Bezug auf das oben besprochene Verhältniss der Beutelthiere zu den Placentalthieren erklärt ein hervorragender Paläontologe und Vertreter der Abstammungslehre, dass ihm die Beutelthierentwicklung unverständlich sei, wenn sie nicht den Uebergang und Vorbereitung zur Placentalentwicklung darstelle.

Man kann den vitalistischen und teleologischen Standpunkt und die Annahme einer geheimnissvollen und unverständlichen Lebenskraft nicht besser kennzeichnen, als es in dieser Aeusserung geschieht. Eine grosse Abtheilung der Säugethiere, welche diese ganze Classe durch eine Reihe von Jahrmillionen allein auf der Erdoberfläche vertrat, wird geradezu als an sich nicht erklärbar, als theoretisch nicht existenzberechtigt, nur als Vorstufe zu der zur Herrschaft auf der Erde bestimmten Abtheilung der Placentalthiere begreiflich erklärt. Denken wir uns in jene Zeit zurückversetzt, so müssten wir geradezu die ganze damalige Schöpfung als eine unharmonische bezeichnen.

Ich glaube, dass eine derartige Auffassung das Verständniss der Thatsachen nicht fördert, ja dass sie schädlich wirken muss, indem sie ein Wort in die Lücke setzt, diese verhüllt und dadurch von der fruchtbringenden Arbeit an der Anbahnung einer wirklichen Deutung abhält. Erweisen sich die Schwierigkeiten für eine Erklärung auf mechanischem Wege als zu gross, so bleibt nichts Anderes übrig, als einfach zu erklären, dass wir hier vorläufig an der Grenze unseres Wissens angelangt sind.

Wir müssen überlegen, ob dies hier wirklich der Fall ist, ob die geschilderten Schwierigkeiten, welche stellenweise vorliegen, so gross sind, dass wir die früher angegebenen Ursachen als zu deren Erklärung durchaus unzureichend

erklären müssen, oder ob uns nur unsere unzureichende Kenntniss einzelner besonders verwickelter Vorkommnisse für den Augenblick an einer befriedigenden Deutung hindert. In der That hat es noch Niemand unternommen, gerade diese Frage der parallelen Entwicklungsgruppen und Formenreihen näher zu untersuchen, und wir dürfen wohl annehmen, dass wie in anderen schwierigen Fällen, so auch hier ein genaues und systematisches Studium uns einer Erklärung zuführen wird. Soweit es unter derartigen Umständen möglich ist, sich ein Urtheil zu bilden, liegt die Sache so, dass hier und dort die Schwierigkeit noch zu gross, die zu ihrer Lösung nothwendigen, überaus ausgedehnten und mühsamen Studien noch nicht gemacht sind; aber es liegt keine Erscheinung vor, von der sich mit Bestimmtheit sagen liesse, dass die Voraussetzungen der Darwin'schen Theorie durchaus unzureichend sind, die uns zu dem offenen oder verhüllten Geständnisse zwänge, dass wir hier an der Grenze unseres Erkenntnissvermögens stehen. Nach dem bekannten Grundsatze der Naturforschung, dass keine unbekannten Kräfte vorausgesetzt werden dürfen, solange nicht bewiesen ist, dass die bekannten Kräfte zur Erklärung der Erscheinungen nicht genügen, ist demnach die Annahme irgend welcher vitalistischen Auffassung, einer sprungweisen Entwicklung, Vervollkommnungstriebes u. s. w. unzulässig und kein Grund für eine solche vorhanden. Es ist denkbar, dass weitere Vertiefung doch an irgend einer Stelle die Unzulänglichkeit des Darwinismus zeige, doch ist dies nicht eben wahrscheinlich, denn bis jetzt zeigt die Erfahrung, dass demselben jeder Fortschritt der Erkenntniss die Wege ebnet, nicht Schwierigkeiten bereitet.

Zu der Ablehnung einer vitalistischen Deutung führt uns auch noch eine andere Erwägung; wäre eine solche richtig, wäre wirklich eine uns unverständliche, nach bestimmten Zielen wirkende Kraft vorhanden, so müssten die Wirkungen derselben uns auf Schritt und Tritt entgegentreten, jeder Versuch, ohne diesen Factor zu rechnen, müsste sofort scheitern, nicht nur in den dunkelsten und verwickeltsten Fragen würde derselbe hervortreten; es wäre durchaus unverständlich, wie die grosse Mehrzahl der Erscheinungen ohne denselben fassbar, nur eine geringe Minderzahl von demselben abhängig sein könnte. Endlich bieten die rückschreitenden Reihen, die rudimentären Organe und einige ähnliche Vorkommnisse ganz entschiedene Hindernisse, welche die Annahme einer phyletischen Lebenskraft verbieten.

Wenn wir somit Darwin's Selectionstheorie im Wesen als richtig anerkennen, so dürfen wir uns doch nicht der Täuschung hingeben, als ob die Form, in welcher dieselbe uns jetzt entgegentritt, schon eine endgiltig abgeschlossene wäre; in vielen überaus wichtigen Punkten stehen wir erst am Anfange der richtigen Erkenntniss, und mancher schwere Irrthum mag sich noch in dem Gewebe der jungen Lehre verbergen; allein mit Sicherheit dürfen wir sagen, dass die Wissenschaft sich hier auf richtiger Bahn bewegt, und dass es dem

eifrigen Bemühen aller Arbeiter auf dem Gebiete der modernen Naturgeschichte gelingen wird, den Bau zu vollenden.

Wenn wir uns den Fortschritt der Erkenntniss vergegenwärtigen wollen, den die Darwin'sche Theorie gebracht hat, so ist es in erster Linie die Transmutation, die allmälige Umgestaltung der Organismen und deren Abstammung von einfachsten Urformen, die von Bedeutung ist; nächstdem ist es die Herausbildung der neuen Formen lediglich durch Anhäufung individueller Abweichungen nach mechanischen Gesetzen und in erster Linie bewirkt durch die natürliche Zuchtwahl. Es ist dadurch gelungen, in der Erforschung der Gesetze, welche die Gestaltung der Organismenwelt bedingen, einen Schritt vorwärts zu thun, von einer näher liegenden zu einer entfernteren Ursache vorzuschreiten und damit die Grundlage für den nächsten Schritt zu gewinnen. Aber wir sind dadurch bei Weitem nicht dahin gelangt, das grosse Problem organischen Lebens und organischer Formbildung zu verstehen, wie dies wohl von Einigen behauptet worden ist. Mit der Beantwortung der Frage nach der Entstehung der fertigen Formen und nach den Kräften, welche deren Umbildung zunächst bewirken, treten jetzt andere Aufgaben auf. Die individuelle Variation und ihre Ursachen, die geschlechtliche Zeugung und die Vererbung mit all ihren verwickelten Erscheinungen, die erste Entstehung des organischen Lebens auf der Erde, das sind die neuen Probleme, denen die Arbeit einer neuen Generation gelten, deren Verständniss die Menschheit sich langsam, aber sicher nähern wird, die uns aber heute trotz aller Anstrengungen und Versuche ein durchaus unverstandenes Räthsel bleiben und dadurch den Forschungstrieb nur um so mehr herausfordern.

Man hat diese Beschränkung als einen Mangel der Darwin'schen Theorie bezeichnet, ja man ist so weit gegangen, zu behaupten, dieselbe biete überhaupt keinen grossen Fortschritt, weil sie nicht zu einer absoluten Erklärung, sondern nur von einem näherliegenden zu einem entfernteren Räthsel führe. Mir scheint diese Anschauung auf einer Verkennung des Wesens naturwissenschaftlicher Forschung zu beruhen; den letzten Grund aller Dinge zu fassen, ist dem Menschen nicht gegeben, sein Streben kann nur dahin gehen, die Summe der Erscheinungen in letzter Linie auf eine möglichst geringe Anzahl möglichst einfacher Gesetze zurückzuführen, die er dann als schlechthin gegeben annehmen muss; wie weit der Mensch auf diesem Wege vermöge der Organisation seines Gehirnes wird gelangen können, ist trotz aller geistreichen Speculationen nicht zu bestimmen; soviel aber ist gewiss, dass der Schritt, den Darwin uns auf diesem Wege hat thun machen, einer der grössten und bedeutungsvollsten ist, der je auf dem Gebiete der Naturgeschichte gemacht worden ist.

Das Aussterben.

Wir haben bisher von der Entstehung neuer Formen und von den Ursachen dieser Erscheinung gesprochen; gerade für den Paläontologen ist aber auch der entgegengesetzte Vorgang, das Aussterben und Verschwinden, von grösster Bedeutung.

Die Zahl der Arten, welche in geschichtlicher Zeit ausgestorben sind, ist eine sehr grosse, und viele andere sind dem Aussterben ausserordentlich nahe, oder sind wenigstens in grossen Gebieten ihrer früheren Verbreitung ganz ausgerottet. In Europa hat der Mensch in dieser Richtung namentlich die grossen Säugethiere sehr stark vermindert; der Urstier, der Wisent, das Elenthier, das Renthier sind aus unseren Gegenden verschwunden, der erste, wenigstens im wilden Zustande, ausgestorben, die anderen aus weiten Gegenden vollständig ausgetilgt; ebenso ist aus grossen Bezirken der Hirsch verschwunden; wie mit den Wiederkäuern geht es mit den Raubthieren, Bär, Wolf, Luchs sind in ihrem Vorkommen ausserordentlich eingeschränkt; in diesen Fällen hat ein übermächtiger Feind, der Mensch, durch seine überlegene Kraft die Thiere ausgerottet. Ein anderer Vorgang hat sich ebenfalls in unseren Gegenden abgespielt; seit Anfang des vorigen Jahrhunderts breitet sich die ursprünglich, wie es scheint, östlich vom caspischen Meere heimische Wanderratte *(Mus decumanus)* immer weiter aus, und wo sie erscheint und sich ansiedelt, da verschwindet allmälig die gemeine Hausratte *(Mus rattus)*, welche bis dahin ohne nahe verwandten Mitbewerber war; hier handelt es sich also nicht um eigentliche Ausrottung, sondern um Verdrängung eines minder begünstigten durch einen besser ausgestatteten Verwandten im Kampfe ums Dasein.

Aehnliche Erscheinungen wiederholen sich in anderen Gegenden; der flügellose Dronte auf Bourbon und einige verwandte Vögel auf den benachbarten Inseln, das gewaltige Borkenthier *(Rhytina Stelleri)* im Beringsmeer sind in wenigen Jahrzehnten nach ihrer Entdeckung vernichtet worden, und der Bison der nordamerikanischen Prairien geht demselben Schicksale entgegen; in weit ausgedehnterem Maasse aber geht das Aussterben zahlreicher Formen auf oceanischen Inseln meist auf indirectem Wege vor sich, indem einerseits weite Wälder gelichtet und dadurch die in ihnen wohnenden Insecten, Schnecken u. s. w. ihrer Nahrung beraubt werden, noch mehr aber durch Einführung und Verwilderung europäischer Hausthiere und Culturpflanzen, durch die Einschleppung von Unkräutern, die in ausserordentlich raschem Tempo die eingeborene Fauna und Flora verdrängen; es ist z. B. bekannt, dass auf diese Weise die überaus merkwürdige und eigenthümliche Bevölkerung der Insel St. Helena schon grossentheils verschwunden ist, und derselbe Vorgang spielt sich auf den meisten kleinen Inseln im Ocean ab, ja selbst auf einer so bedeutenden Landmasse wie Neu-Seeland ist derselbe in vollster Thätigkeit.

Die einzige Art des Aussterbens, für welche wir Beispiele in der Jetztwelt finden, ist die Verdrängung im Kampfe ums Dasein, beziehungsweise durch Verschwinden der Bedingungen, an welche eine Form eigens angepasst ist, wie das z. B. einem Insect widerfährt oder widerfahren kann, dessen Futterpflanze ausstirbt, Austrocknung des Sees, auf den eine Art von Wasserthieren beschränkt ist, u. s. w. Neben dieser zeigt uns aber die Paläontologie noch einen zweiten Vorgang, durch welchen eine bestimmte Form verschwindet, nämlich die Umbildung in eine andere neue Art, wie das bei den Formenreihen in klarster Weise beobachtet werden kann.

Es entsteht nun die Frage, ob wirklich diese Vorgänge genügen, um das Verschwinden all der zahllosen Organismen zu erklären, welche in den früheren Abschnitten der Erdgeschichte vorhanden waren und in ausserordentlich oftmaligem Wechsel sich gegenseitig abgelöst haben. Es ist von vielen Seiten, selbst von Vertretern des Darwinismus angenommen worden, dass die Arten wie die Individuen einen gesetzmässigen Lebensgang durchmachen, entstehen, aufblühen, verfallen und wieder absterben, wenn sie nicht durch allmälige Abänderung eine Art Verjüngung erfahren, und das Erlöschen wird ihrer Unfähigkeit, weiter abzuändern, zugeschrieben. So plausibel sich diese Deutung aber auch darstellen mag, so ist sie doch nicht haltbar; in keinem Falle kann natürlich geleugnet werden, dass Formen in ungeheurer Menge aus dem Grunde erloschen sind, weil dieselben bei einer Aenderung der Verhältnisse, an die sie angepasst waren, sich nicht rasch genug neu anpassen konnten, wenn es sich dabei auch um Jahrtausende handelt. Wenn jedoch die Auffassung so weit ausgedehnt wird, dass die Formen nur eine Zeitlang die Fähigkeit, abzuändern, behalten, dann aber starr und unbildsam werden und so durch Inzucht zu gleichartig beschaffener Individuen untergehen, so ist das eine Annahme, für die ich auf paläontologischem Gebiete vergebens nach einem Beleg suche, und für welche auch auf anderem Gebiete nie eine bedeutsame oder gar entscheidende Thatsache angeführt werden konnte.

Niemand kann behaupten, dass irgend eine Form jemals zu variiren aufgehört habe oder aufhören könne, eine solche Annahme ist eine rein willkürliche; es gibt Gattungen, wie *Rhynchonella,* die seit dem Silur sich dauernd überaus wenig umgestaltet haben, obwohl bei ihnen ein geradezu überraschender Betrag von individueller Veränderlichkeit auftritt; andere haben sich weder dauernd stark geändert, noch zeigen sie irgend nennenswerthe Variabilität, und haben sich doch seit den ältesten Zeiten bis heute erhalten, z. B. *Lingula* und *Discina,* während die Ammoniten und Rudisten gerade vor ihrem Aussterben in ganz ausnahmsweisem Betrage die Neubildung weit abweichender Formen vornehmen.

Ganz abgesehen davon muss es aber als wenig folgerichtig bezeichnet werden, in der Annahme einer greisenhaften Degeneration ganzer Arten, Gattungen oder Familien eine hochgradig vitalistische Auffassung in die Dar-

win'sche Lehre hineinzutragen, eine Auffassung, für welche kein anderer Beleg als der allerdings nahe liegende Vergleich mit dem Lebensgange des Einzelwesens vorhanden ist. Es gibt kaum eine trügerischere und gefährlichere Art der wissenschaftlichen Beweisführung als diejenige auf Grund solcher Analogien, und auch hier erweist sich dieser Weg als ein falscher. Eine greisenhafte Abnahme, ein nothwendiges Absterben des Individuums in Folge von Kraftabnahme nach Vollendung seines Lebenslaufes ist durchaus nicht allen Organismen eigenthümlich, bei den niedrigsten Protozoen, die sich durch Theilung vermehren, ist eine derartige Erscheinung nicht vorhanden, sie tritt erst bei höheren Organismen mit verwickelteren Fortpflanzungserscheinungen ein, während bei jenen am tiefsten stehenden Geschöpfen der Tod als nothwendiger und gesetzmässiger Abschluss der Existenz nicht vorkommt, sondern nur als Folge schädigender äusserer Einflüsse; sie können eines gewaltsamen Todes sterben, aber natürlicher Tod kommt bei ihnen nicht vor, wie namentlich Weismann hervorgehoben hat.[1]) Um so weniger ist jener Analogieschluss gerechtfertigt, dass bei den Arten oder Familien, wenn sie sich nicht durch Umgestaltung verjüngen, Abnahme der Lebenskraft und Tod eintreten müsse.

Wenn wir aber eine solche Einführung einer vitalistischen Auffassung und die Art und Weise ihrer Begründung zurückweisen müssen, so können wir uns doch der Einsicht nicht verschliessen, dass auch auf diesem Gebiete gewisse auffallende und theilweise wenigstens auf den ersten Blick schwer erklärbare Erscheinungen auftreten. Solche Vorkommnisse sind schon mehrfach für den Versuch des Nachweises benützt worden, dass hier eine Erklärung durch die Selectionslehre unmöglich und daher die Annahme von Katastrophen oder eine vitalistische Deutung nothwendig sei.

Vor Allem wird das Erlöschen mancher grossen Formengruppen betont, welche theilweise durch lange geologische Zeiträume in ausserordentlich grosser Menge und Mannigfaltigkeit vorhanden sind, in gewissen Ablagerungen geradezu herrschend auftreten und dann entweder vollständig verschwinden oder nur mehr in unbedeutenden Ueberresten fortvegetiren. Hierher wird gerechnet das Aussterben oder der Rückgang der Trilobiten, der Nautiliden, verschiedener Brachiopodengruppen, ferner der Cystideen, Palaechinoiden, Paläocrinoiden und Tetrakorallier gegen Ende der paläozoischen Zeit, der Fusulinen am Ende der Kohlenformation, der Stegocephalen gegen Ende der Trias, der Dinosaurier, der Pterodactylen, Mosasauriden, Sauropterygier, Ichthyosaurier, Ammoniten, Belemniten, Rudisten u. s. w. zu Ende der Kreidezeit, der Nummuliten im Oligocän und manche andere ähnliche, aber minder auffallende Erscheinungen.

---

[1]) Weismann, Ueber die Dauer des Lebens. Bericht der Deutschen Naturforscherversammlung in Salzburg, 1881. — Ueber Leben und Tod. Jena 1884.

Von manchen Forschern wird behauptet, dass manche dieser Gruppen gleichzeitig und plötzlich über die ganze Erdoberfläche erloschen seien, doch ist das eine Angabe, die entweder auf ungenauer Kenntniss oder auf ungenügender Kritik beruht; in erster Linie sind die geologischen Methoden bei Weitem nicht zu jenem Grade der Schärfe ausgebildet, dass wir, abgesehen von einigen noch sehr vereinzelten Fällen, die Ablagerungen sehr weit voneinander entfernter Gegenden der Zeit ihrer Entstehung nach in genaue Parallele bringen könnten; man kann allerdings grössere Abtheilungen des Schichtsystems aus entlegenen Welttheilen mehr oder weniger genau miteinander vergleichen, aber wenigstens in der grossen Mehrzahl der Fälle nicht bis zu dem Grade, dass man behaupten könnte, eine Erscheinung sei hier und dort in geologischem Sinne gleichzeitig[1]) eingetreten. Es wirkt aber noch eine andere, sehr gefährliche Fehlerquelle mit; man benützt häufig gerade das letzte Auftreten dieser oder jener Thiergruppe als Merkmal für die Zeitbestimmung, um zwei Ablagerungen in Parallele zu bringen. Man erklärt zwei geologisch alte Bildungen, die 1000 Meilen voneinander liegen, für gleichzeitig, weil sie beide die letzten Vertreter etwa der Ammoniten oder einer anderen aussterbenden Familie enthalten, ohne die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass diese in einer Gegend länger als in einer anderen existirt haben, und natürlich ist dann jeder weitere Schluss, der daran geknüpft wird, durchaus unhaltbar.

Vor Allem muss daher die Behauptung, dass eine Abtheilung des Thier- und Pflanzenreiches in weit entlegenen Gegenden gleichzeitig ausgestorben sei, als ungenügend begründet zurückgewiesen werden, weil die Mittel zu so genauer Zeitbestimmung meistens fehlen. Aber auch wenn man sich auf engere räumliche Grenzen beschränkt, zeigt eine etwas eingehendere Prüfung fast immer, dass das Aussterben einer grösseren Gruppe nicht plötzlich eintritt, sondern dass ihm in der Regel eine allmälige Zurückdrängung, eine Verminderung des betreffenden Typus vorausgeht. So hört man bisweilen die Behauptung, dass die merkwürdige Crustaceenordnung der Trilobiten am Schlusse der paläozoischen Zeit plötzlich erloschen sei; nichts kann unrichtiger sein als diese Behauptung. In den Bildungen der cambrischen Formation, der ältesten, aus der wir überhaupt Thierreste sicher kennen, übertreffen die Trilobiten an Zahl alle anderen Formen; im Silur ist zwar die Menge der Arten eine noch grössere, aber sie sind von mehreren anderen Ordnungen schon bei Weitem überflügelt; in der Devonformation sind sie noch in ziemlicher Anzahl vorhanden, spielen aber eine untergeordnete Rolle, in der Kohlenformation sind sie äusserst spärlich, und aus dem Perm, der letzten der paläozoischen Formationen, ist kaum mehr ein oder das andere Bruchstück bekannt geworden. Ebenso verhält es sich mit der

[1]) Als »geologisch gleichzeitig« bezeichnet man Ablagerungen aus einem Zeitraume, innerhalb dessen keine merkbare Veränderung der Organismenwelt platzgegriffen hat.

Echinodermenclasse der Cystideen, welche im untern Silur den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht, im Devon schon äusserst selten ist und in der Kohlenformation nur mehr ganz vereinzelte Vertreter aufzuweisen hat.

Sehr oft wird auch behauptet, dass die Paläocrinoiden und Palaechinoiden unter den Echinodermen, ferner die Tetrakorallier oder Rugosen unter den Korallen am Schlusse der paläozoischen Zeit plötzlich verschwinden; wir gehen hier auf diese Punkte, welche an einer späteren Stelle ausführlich besprochen werden sollen, nicht näher ein; es genügt, hervorzuheben, dass diese Angaben durchaus unrichtig sind, dass für Paläocrinoiden in diesem Sinne überhaupt kein anderes charakteristisches Merkmal existirt als das Vorkommen in paläozoischer Zeit, und dass wir die Nachkommen dieser drei Gruppen in den späteren Perioden nachweisen können.

Wohl das am meisten und mit der grössten Vorliebe angeführte Beispiel ist das plötzliche Erlöschen der Ammoniten zu Ende der Kreidezeit, also mit dem Schlusse der mesozoischen Periode. Aber auch diese Angabe ist durchaus ungenau; in unseren Gegenden werden die Ammoniten seit der Mitte der Kreideformation immer spärlicher, sie treten allmälig immer mehr zurück, so dass sie in den jüngsten Schichten der Kreideformation schon zu den selteneren Vorkommnissen gehören, dann sterben sie allerdings auf der Grenze gegen das Tertiär aus. Ganz anders verhält sich die Sache in der indopacifischen Region, indem hier die obere Kreide noch eine Menge von Ammoniten enthält und das Herübergreifen vereinzelter Vertreter ins Tertiär wenigstens für Californien festgestellt ist.

Diese Beispiele, welche sehr stark vermehrt werden könnten, zeigen zunächst in ganz genügender Weise die vollständige Unhaltbarkeit der Behauptung, dass viele blühende Geschlechter plötzlich und in der Regel gerade an der Grenze zweier Formationen oder Perioden aussterben. Derartige Angaben sind grossentheils verursacht durch eine irrthümliche und kritiklose Benützung der in vielen paläontologischen Werken enthaltenen Tabellen, in welchen das Vorkommen verschiedener Abtheilungen durch Striche angegeben ist, und jedenfalls können alle derartigen Folgerungen keinen Anspruch auf Bedeutung machen.

Wenn aber auch diese Seite der Schwierigkeit erledigt ist, so bleibt immer noch die Frage, ob das Aussterben einstmals sehr blühender, ja herrschender Geschlechter, von ganzen Familien und Ordnungen durch den Kampf ums Dasein erklärt werden kann, oder ob sich daraus auf eine Art Lebenskreislauf grosser systematischer Gruppen schliessen lässt, der mit Greisenthum und Tod endet und durch die Selectionstheorie nicht erklärbar wäre. Es ist natürlich kaum möglich, für jeden einzelnen Fall nachzuweisen, welche Ursachen das Erlöschen bewirkt haben, es kann sich dabei nur darum handeln, auf die Möglichkeit einer einfachen Erklärung für die verschiedenen Vorkommnisse hinzuweisen;

ich beschränke mich dabei nicht auf die vollständig ausgestorbenen Typen, sondern werde auch einige andere mit in Betracht ziehen, die nach früher überaus reicher Entfaltung dann auf einen geringen Ueberrest beschränkt worden sind.

Eine genaue Untersuchung ergibt, dass der Rückgang grosser, blühender Familien in der Regel der Zeit nach zusammenfällt mit dem Auftreten überlegener Mitbewerber im Kampfe ums Dasein; zunächst tritt dies auffallend bei den während einer Zeit in ihrem Lebenskreise herrschenden Formen hervor, über deren Lebensbedingungen wir uns auch überdies meist wenigstens einige Rechenschaft geben können, während in anderen Fällen allerdings die Verhältnisse minder günstig für eine Erklärung liegen. In den ältesten Zeiten nehmen die schon früher genannten Trilobiten die erste Stelle in der Thierwelt ein; ihr Uebergewicht wird gebrochen mit dem Ueberhandnehmen der Cephalopoden, der gefährlichsten und wildesten Räuber, die wir unter den wirbellosen Thieren des Meeres überhaupt kennen. In rascher Folge tritt dann der vollständige Verfall mit dem Umsichgreifen der Fische auf der Grenze zwischen Silur und Devon ein. Im oberen Silur sind die Cephalopoden aus der Familie der Nautiliden die herrschenden Formen im Meere, aber auch sie gerathen vom Auftreten hochentwickelter Fische an, also seit Schluss der Silurformation in steten Rückgang; ausserdem fällt mit der Verminderung der Nautiliden das Aufblühen einer anderen Abtheilung der Cephalopoden, der Ammonitiden, zusammen. Die Ammoniten sind während der jüngeren Phasen der grossen paläozoischen Aera und während der mesozoischen Zeit in ausserordentlicher Entwicklung; erst seit der Mitte der Kreidezeit tritt eine namhafte Verminderung derselben ein, bis sie ungefähr auf der Grenze zwischen Kreide und Tertiär erlöschen; der Beginn ihres Rückganges fällt zusammen mit der starken Entwicklung der Knochenfische, der Teleostier. Und dieses Ereigniss bringt auch den Verfall der Belemnitiden und der schmelzschuppigen Fische, der Ganoiden, mit sich, die bis dahin alle Meere in Menge bevölkert hatten und nun bis auf wenige Ueberbleibsel verschwinden.

In ähnlicher Weise wie bei diesen Meeresthieren verhält es sich mit den Bewohnern des festen Landes. Gegen Ende der paläozoischen Zeit finden wir hier die Amphibienordnung der Stegocephalen als herrschende Gruppe; neben ihr erscheinen dann Reptilien und verdrängen sie, so dass mit Schluss der Triasformation die ersteren verschwunden sind; dann beginnt die Herrschaft der Reptilien, welche aber mit dem Ueberhandnehmen der höheren Säugethiere aufhört, und die gewaltigsten Abtheilungen jener sterben aus; ebenso machen die fliegenden Reptilien, die Pterodactylen, den Vögeln Platz.

Allerdings gelingt es nicht in allen Fällen, derartige Beziehungen aufzufinden; so sehen wir zweimal in der Geschichte der Erde verhältnissmässig sehr grosse Formen der niedrig organisirten Protozoengruppe der Foraminiferen starke Entwicklung erreichen, nämlich die Fusulinen in der Kohlenformation

und die Nummuliten im Tertiär; beide Male verschwinden sie aber wieder oder gehen sie wenigstens sehr stark zurück, ohne dass wir dies mit dem Ueberhandnehmen anderer Formen in Verbindung bringen könnten, und ebenso verhält es sich mit der seltsamen Muschelfamilie der Rudisten, die in der Kreidezeit zu überraschender Blüthe gelangt. Wenn wir uns jedoch diese Fälle etwas näher ansehen, so finden wir, dass über die Lebensbedingungen und über die Mitbewerber dieser weit abweichenden Formen überhaupt so viel wie nichts bekannt ist, so dass es natürlich auch unmöglich ist, sich eine Vorstellung von den äusseren Verhältnissen zu machen, welche etwa deren Untergang bewirkt haben mögen. Wir können ohne solche Kenntniss überhaupt gar nicht errathen, durch welche Thiergruppe sie möglicherweise verdrängt worden sein könnten; mag dies vielleicht auch geschehen sein und liegen auch etwa ihre Vertilger in Menge fossil vor, so sind wir gar nicht im Stande, sie als solche zu erkennen.

Wenn wir nun in denjenigen Fällen, in denen die nöthigen Vorbedingungen für das Urtheil vorliegen, das Erlöschen oder Zurücktreten einer herrschenden oder wenigstens sehr entwickelten Formengruppe in der Regel der Zeit nach mit dem Ueberhandnehmen eines stärkeren Mitbewerbers zusammenfallen sehen, so ist damit zwar sehr wahrscheinlich gemacht, dass beide Erscheinungen in ursächlichem Zusammenhange stehen, aber es ist nicht mit Sicherheit erwiesen; immerhin aber sehen wir bei jedem einzelnen Vorkommnisse die Möglichkeit einer Erklärung durch die Wirkungen des Kampfes ums Dasein. Das Aussterben der grossen Gruppen macht also durchaus keine Annahme geheimnissvoller Ursachen nothwendig.

Wenn auf diese Weise schwere theoretische Bedenken hinweggeräumt sind, welche sich an die Erscheinungen des Aussterbens knüpfen, so bieten diese doch im Einzelnen sehr viel Merkwürdiges und noch Unerklärliches; ich will hier nur auf einen höchst sonderbaren Fall eingehen. In der Jetztzeit sehen wir Landsäugethiere der grössten Art auf zwei Regionen beschränkt; in Afrika haben wir Elephant, Rhinoceros, Hippopotamus, Büffel und Giraffe, in Indien Elephant, Rhinoceros und Büffel. Ganz anders verhielt es sich dagegen in der der jetzigen Entwicklung der Dinge unmittelbar vorausgehenden Diluvialzeit, während welcher der Mensch auf der Erde erschien; während dieses Abschnittes der Erdgeschichte sehen wir in allen Gegenden mit Ausnahme kleiner Inseln eine mächtige Entfaltung riesenhafter Landbewohner. In Europa lebten mehrere Arten von Elephanten (Mammuth), von Nashörnern, ein Hippopotamus und das gewaltige *Elasmotherium*, ein Thier, welches Charaktere von Rhinoceros und Pferd in sich vereinigt und dem Einhorn der Sage reale Existenz zu verleihen scheint; dieselbe Fauna verbreitet sich auch (mit Ausnahme des Hippopotamus) durch ganz Nordasien bis zu den Küsten des Eismeeres, und selbst auf den neusibirischen Inseln treten die Elephantenreste in solcher Menge auf, dass das dort gesammelte Elfenbein im Handel eine erhebliche Rolle spielt. Auch in

China kommen im Diluvium Reste grosser Säugethiere vor, die leider dort in den Apotheken zu Pulver verarbeitet werden, Indien hat eben solche (Elephanten, Hippopotamus, Rhinoceros) geliefert, und auch aus Japan und von den Philippinen sind Elephanten bekannt.[1])

In Nordamerika, dessen grösstes Säugethier jetzt der Bison ist, lebten damals riesige Mastodonten, mit den Elephanten verwandte Thiere, daneben, wenn auch selten, der amerikanische Elephant und in den nördlicheren Gegenden das Mammuth; dazu gesellten sich wenigstens in der südlichen Hälfte von Nordamerika riesige, den Faulthieren ähnliche Formen, *Megatherium, Mylodon, Megalonyx,* Gattungen, die ihre Hauptverbreitung erst in Südamerika erlangen. In Südamerika nahmen diese ungeheuren Formen aus der Familie der Edentaten, Verwandte der jetzt lebenden Gürtelthiere und Faulthiere, die erste Stelle ein mit einer ganzen Menge von Gattungen, wie *Megatherium, Mylodon, Megalonyx, Scelidotherium, Glyptodon, Chlamydotherium, Lestodon* u. s. w. Dazu gesellen sich noch der seltsame *Toxodon* und zwei Mastodonten, so dass wir hier eine durchaus eigenthümliche Gesellschaft von Riesenthieren beisammen finden, von einer Mannigfaltigkeit, wie sie wohl kein zweiter Theil der Erde mehr aufzuweisen hatte. Auch Australien hatte damals einige Beutelthierformen von riesiger Grösse aufzuweisen (*Diprotodon, Nothotherium* u. s. w.). Rechnen wir dazu, dass gleichzeitig Madagascar und Neu-Seeland von Riesenvögeln ohne Flugvermögen bewohnt war, denen gegenüber selbst der grösste jetzt lebende Vogel, der afrikanische Strauss, als ein Zwerg erscheint, so erhalten wir ein Bild von der Gesammtbevölkerung der Erde, welches uns zeigt, dass die heutige Landbevölkerung ein verkümmertes Ueberbleibsel einer früher überaus viel mächtiger entwickelten Fauna darstellt, dass dieselbe an grossen Typen, etwa abgesehen von Indien und Afrika südlich der Sahara, vollständig verarmt ist; ja es scheint während des ganzen Verlaufes der mittleren und oberen Tertiärformation zu keiner Zeit eine gleich dürftige Landfauna existirt zu haben als heute.

Wenn wir uns nun von dieser auffallenden Erscheinung Rechenschaft geben sollen, so müssen wir leider gestehen, dass wir hier noch vor einem ungelösten Räthsel stehen; soviel allerdings können wir sagen, dass gerade die Riesen der Thierwelt, wenn ihnen auch feindliche Angriffe wenig anzuhaben vermögen, doch wegen der grossen Menge von Nahrung, deren sie bedürfen, anderen Fährlichkeiten in hohem Grade ausgesetzt sind und vor Allem bei einer Hungersnoth oder auch nur bei einer Verminderung der Nahrung am meisten zu leiden haben werden. Es ist zwar eine falsche Vorstellung, wenn man glaubt, die grossen Landsäugethiere, wie Elephant, Rhinoceros u. s. w., könnten nur bei einer überaus üppigen tropischen Vegetation leben, und gerade Südafrika, das

---

[1]) Ueber die Diluvialfauna Afrikas wissen wir nichts.

durch die Menge seiner grossen Pflanzenfresser in der Jetztzeit in hohem Grade hervorragt, ist nichts weniger als durch reichlichen Pflanzenwuchs ausgezeichnet; trotzdem wird, wenn das vorhandene Futter in einer gegebenen Gegend für die Menge der in ihr lebenden Thiere spärlich wird, eine kleine oder mittlere Form leichter ihren Bedarf finden als jene Riesen. Allein wenn wir auch einsehen, dass diese unter gewissen Umständen eher aussterben werden als die Zwerge, so ist damit die bestimmte Frage, die hier vorliegt, noch keineswegs gelöst.

Man hat daran gedacht, der Mensch könnte alle diese Thiere ausgerottet haben; allein es steht dieser Annahme ein unüberwindliches Hinderniss entgegen. Indien ist ein uraltes Culturland, und trotzdem ist es den hoch civilisirten Hindu nicht gelungen, den Elephanten und das Rhinoceros, die ihre Felder verwüsten, zu vertilgen, während dies den auf ganz niedriger Stufe stehenden Wilden des vorhistorischen Europa, des nördlichen und mittleren Nordamerika, Brasiliens und Australiens möglich gewesen wäre.

Ebensowenig ist es zulässig, das fast allgemeine Verschwinden der grössten Thierformen den klimatischen Einflüssen der diluvialen Eiszeit zuzuschreiben; diese kann eine Wirkung in den nördlicheren Theilen von Europa, Asien und Nordamerika oder in den südlichsten Partien von Südamerika gehabt haben, unmöglich aber können wir derselben das Erlöschen der Formen in Australien oder Brasilien zuschreiben, nachdem eine ähnliche Erscheinung in Afrika und Indien nicht eingetreten ist. Auch so weit greifende Verschiebungen im Verhältnisse von Wasser und Land, wie sie erforderlich wären, um einen solchen Erfolg zu erklären, dürfen wir aus Mangel an irgendwelchen thatsächlichen Anhaltspunkten nicht annehmen. So stehen wir noch vor einem grossen Räthsel, vor einer wichtigen Erscheinung, die wir nicht deuten können, die uns aber zeigt, dass in irgend einer noch nicht erkennbaren Weise und aus noch unbekannten Gründen während der Diluvialperiode tiefgreifende Aenderungen der Lebensbedingungen sich über die grosse Mehrzahl aller Festländer der Erde geltend gemacht haben, Wirkungen von allgemeinerer Bedeutung und Ausdehnung als irgend welche Ursachen, die man für dieselben anzunehmen etwa geneigt sein könnte.

Einwürfe gegen die Abstammungslehre.

Es wurden bisher zwar einige grosse principielle Einwürfe gegen die Abstammungslehre und einige kleinere Einwände, die mit dem verfolgten Gedankengange in naher Beziehung standen, erwähnt und die Gründe gegen dieselben angeführt; auf die grosse Menge der von den verschiedensten Seiten erhobenen, von anderen bekämpften und theilweise widerlegten Einreden ist es kaum möglich, hier in vollem Maasse einzugehen; die Bestimmung wie der Umfang dieses Buches machen es unmöglich, eine erschöpfende Uebersicht über diesen

Gegenstand zu geben, welche für sich allein mehr als einen Band füllen würde. Es sollen nur solche Kritiken besprochen werden, welche ihr Beweismaterial von geologischem und paläontologischem Gebiete nehmen, und wenigstens die wichtigeren unter ihnen Erwähnung finden, soweit sie nicht besser gelegentlich an einer späteren Stelle ihre Würdigung finden.

Wenn wir die Ergebnisse miteinander vergleichen, zu welchen die einzelnen Geologen und Paläontologen bezüglich der Abstammungslehre gelangen, so finden wir, dass, abgesehen von subjectiven Beweggründen, welche Gegenstand einer wissenschaftlichen Erörterung nicht sein können, das Ergebniss sich wesentlich verschieden gestaltet je nach der angewandten Untersuchungsmethode. Diejenigen, welche durch Vergleich der nächstverwandten Arten aus den häufigsten Gattungen Formenreihen aufzustellen oder auf morphologischem Wege die Veränderungen nachzuweisen suchen, kommen fast durchgängig zu einem der Darwin'schen Theorie günstigen Ergebnisse; das Gegentheil finden wir, zwar nicht immer, aber doch in der Mehrzahl der Fälle da, wo eine mehr oder weniger rein statistische Behandlung angewendet wird, welche die Zahlenverhältnisse von Arten, Gattungen, Familien u. s. w. in verschiedenen Ablagerungen, das erste Auftreten derselben, ihre Verbreitung in Raum und Zeit zum Ausgangspunkte nimmt, und es lässt sich nicht leugnen, dass die Resultate auf diesem Gebiete bei geschickter Gruppirung der Thatsachen wenigstens auf den ersten Blick eine geradezu überwältigende Beweiskraft zu entwickeln scheinen.

Wenn die Ergebnisse der systematischen und morphologischen mit denjenigen der statistischen Methode in Conflict gerathen, so kann dieser kein wirklicher, sondern nur ein scheinbarer sein; es ist nicht möglich, dass je nach der Art der Untersuchung bald die Veränderlichkeit, bald die Beständigkeit der organischen Formen wahr sei, sondern es muss offenbar auf der einen oder der anderen Seite eine grosse Fehlerquelle vorhanden sein, welche eine unrichtige Deutung veranlasst, und es entsteht daher vor Allem die Aufgabe, zu prüfen, wo der Irrthum verborgen liegt.

Bei der systematischen Methode, bei der Aufstellung von Formenreihen liegt das thatsächliche Material in handgreiflichster Form vor Augen, so dass zwar eine Täuschung in besonders schwierigen Fällen oder bei ungeschickter Handhabung möglich ist, aber in der Methode selbst ist kein Anlass zu Irrthümern gegeben, sie kann im Gegentheil als eine sehr sichere bezeichnet werden. Ebensowenig ist es möglich, in der morphologischen Methode eine wichtige Fehlerquelle zu entdecken, wenn auch die häufig unvollkommene Erhaltung der Reste hier Vorsicht doppelt nothwendig macht. Dagegen ist es durchaus gerechtfertigt, in diesen Fragen allen Schlüssen, welche auf statistischer Grundlage aufgebaut sind, entschiedenstes Misstrauen entgegenzubringen; die erste und unerlässliche Bedingung für brauchbare Folgerungen aus statistischem Material ist Vollständigkeit und Verlässlichkeit der Zahlen

und Daten, welche die Grundlage bilden, und nur schwer kann es gelingen, durch sehr sorgfältige Beachtung aller Fehlerquellen Mängel in dieser Richtung auszugleichen. Wenn man aber, wie es in der Regel geschieht, ohne jede Rücksicht auf die ausserordentliche Lückenhaftigkeit des Materials verfährt und geradezu blind die Richtigkeit der Zahlen annimmt, deren Unvollständigkeit und Ungenauigkeit auf der Hand liegt, so ist eine Beweisführung auf diesem Wege absolut unzulässig und muss zu den schwersten Irrthümern führen. Wir haben im Anfange dieses Capitels gesehen, einen wie geringen Theil der Organismen früherer Formationen wir kennen, wie lückenhaft die paläontologische und in manchen Punkten auch die geologische Ueberlieferung ist; unsere Kenntniss der Versteinerungen ist auf einen kleinen Theil der Erdoberfläche beschränkt, und unter diesen Umständen können wir von vorneherein mit aller Bestimmtheit erklären, dass die erforderliche Basis für weitgehende Folgerung auf statistischer Grundlage fehlt, dass diese, abgesehen von einzelnen besonders günstigen Ausnahmsfällen, keinerlei Gewähr der Richtigkeit enthalten.

Diese aus dem Wesen der statistischen Methode abgeleiteten Bedenken zeigen sich durchaus bestätigt, wenn wir die einzelnen Leistungen derselben ins Auge fassen; es ist natürlich nicht möglich, dieselben alle zu besprechen, allein wir müssen wenigstens einige der wichtigsten kennen lernen und uns von der Grundlosigkeit der auf dieser Basis gegen die Abstammungslehre erhobenen Einwürfe überzeugen, da sie noch nie eingehend widerlegt worden sind.

Ein sehr bedeutender Paläontologe hat die Zahl der einzelnen Thierarten, welche aus jeder der aufeinanderfolgenden geologischen Formationen vorkommen, als Grundlage für seine Schlüsse benützt; in der folgenden Liste steht die Reihenfolge der Formationen, die dabei stehende Ziffer gibt die Menge der Thierarten an, welche der Autor zur Zeit der Abfassung (im Jahre 1872) für dieselbe als richtig annahm:

Formation	Arten
9. Tertiär	16970
8. Kreide	5500
7. Jura	4730
6. Trias	1310
5. Perm	303
4. Kohlenformation	4901
3. Devon	5160
2. Silur	10209
1. Cambrisch[1]	29
	49112

[1]) Cambrische und silurische Formation sind in dieser Liste anders abgegrenzt, als es in diesem Buche der Fall ist; nach der hier angenommenen Eintheilung würden auf die cambrische Formation 395, auf das Silur 9843 Arten entfallen.

Hätte nun wirklich, wie die Darwin'sche Theorie es annimmt, die Bevölkerung jeder einzelnen Formation sich durch allmälige Umbildung aus denen der vorhergehenden entwickelt, so müssten wir nach dieser Ansicht in dem Artenreichthum der aufeinanderfolgenden Zeiträume eine gewisse Gesetzmässigkeit finden, niemals aber könnte so vollständige Regellosigkeit als die Wirkung einer durch den Kampf ums Dasein geleiteten Entwicklung auftreten, und somit könnte die ganze Selectionstheorie nicht richtig sein; um das Ergebniss recht augenfällig zu machen, werden die Formationen noch einmal aufgeführt, aber nicht mehr nach ihrem Alter, sondern nach ihrem Reichthume an Thierarten geordnet.

9. Tertiär	16970
2. Silur	10209
8. Kreide	5500
3. Devon	5160
4. Kohlenformation	4901
7. Jura	4730
6. Trias	1310
5. Perm	303
1. Cambrisch	29

Wenn wir nun diese Folgerungen prüfen, so ergibt sich zunächst, dass die angegebenen Zahlen für drei der Formationen, nämlich Trias, Jura und Kreide, sehr viel zu gering sind; die Juraformation enthält jedenfalls mehr als 10000 Arten, die Kreide dürfte nicht sehr viel hinter ihr zurückbleiben, und auch die Trias ist um ein sehr Bedeutendes zu gering angeschlagen; auch das Tertiär ist reicher, als die Liste ausweist, da nach des Autors eigener Angabe die amerikanischen Formen nicht mit eingerechnet sind, für die anderen Abschnitte dagegen ist der damalige Stand der Kenntnisse genau wiedergegeben.

Immerhin würde durch eine Berichtigung in dieser Richtung keine Regelmässigkeit hergestellt; wir wollen annehmen, dass die angeführten Zahlen in Wirklichkeit dem jetzigen Stande unserer Kenntniss entsprechen, und nun untersuchen, was denn aus denselben abgeleitet werden kann. In erster Linie ist zu berücksichtigen, dass wir nicht die mindeste Berechtigung haben, die einzelnen Formationen als gleichgrosse und gleichwerthige Zeitabschnitte zu betrachten; es liegen sogar, wenn auch keine absolut sicheren Beweise, so doch sehr bestimmte Anhaltspunkte für die Ansicht vor, dass in dieser Beziehung sehr bedeutende Verschiedenheiten herrschen; es hat eine Gleichstellung der Formationen bei einem solchen Vergleiche absolut nicht mehr Werth, als wenn man in einer Uebersicht über die Einwohnerzahl von Europa die einzelnen Königreiche als gleichwerthige Abtheilungen betrachten und daraus, dass z. B. Sachsen und Belgien weniger Einwohner haben als Spanien, auf dichtere Bevölkerung in dem letztgenannten Reiche schliessen wollte.

Dazu kommt, dass wir von den Thierarten, die in jeder einzelnen Formation gelebt haben, einen so geringen Bruchtheil kennen, dass wir aus der Zahl der beschriebenen Arten auf die Menge derjenigen, welche wirklich vorhanden waren, überhaupt gar nicht unmittelbar schliessen können; überdies ist nur ein sehr kleiner Theil der Erdoberfläche auch nur annähernd genau erforscht. Da nun, wie wir aus der Untersuchung des heutigen Zustandes unseres Planeten wissen, in gewissen Gegenden ungeheure Mengen von organischen Formen sich drängen, während andere sehr arm sind, so hängen die Zahlen ganz wesentlich davon ab, ob die Ablagerungen einer bestimmten Formation in den zufällig näher untersuchten Gegenden sich unter günstigen oder ungünstigen Verhältnissen abgelagert haben; endlich wirken noch zahlreiche Nebenumstände, von denen das Resultat abhängig ist, z. B. ob die Gegenden, in welchen diese oder jene Formation stark entwickelt ist, gut aufgeschlossen sind, ja die Thätigkeit eines einzigen besonders eifrigen Sammlers kann hier den Ausschlag geben.

Einige Beispiele mögen dies erläutern. Die hervorragende Stellung, welche das Silur durch seine Artenzahl einnimmt, verdankt es zum grossen Theile dem unermüdlichen und erfolgreichen Wirken eines einzigen Mannes, des französischen Paläontologen J. Barrande, der die Silurfauna Böhmens während vierzig Jahren erforscht und eine so überaus reiche Ernte erzielt hat, dass Böhmen nicht viel weniger als die Hälfte aller bis jetzt bekannten Silurfossilien liefert. Die kolossale Menge der Tertiärarten kann ebensowenig dem Umstande zugeschrieben werden, dass während der Dauer dieser Formation ein reicheres Leben geherrscht hat als zu anderen Zeiten, sie rührt einerseits daher, dass in diesen jungen Ablagerungen die Versteinerungen sehr gut erhalten und in Folge der oft sehr günstigen Gesteinsverhältnisse mit grosser Leichtigkeit in Massen gesammelt werden können, andererseits ist sie dem Umstande zuzuschreiben, dass wir aus derselben eine grosse Menge von Küsten- und Seichtwasserbildungen kennen, welche bekanntlich überall den grössten Formenreichthum aufzuweisen haben; endlich wirkt auch mit, dass gerade einige der grössten Städte Europas, in welchen viele Sammler leben, z. B. Wien, Paris, London, in der Mitte sehr versteinerungsreicher Tertiärbecken liegen.

Den auffallendsten Theil der Unregelmässigkeiten bietet offenbar die ausserordentliche Armuth der permischen Formation, die sich aber in der einfachsten Weise dadurch erklärt, dass in den näher untersuchten Gegenden der grösste Theil dieser Bildung aus rothen Sandsteinen und Conglomeraten besteht, einem Gesteinstypus, der so ziemlich überall, wo er auftritt, durch auffallenden Mangel an Organismenresten ausgezeichnet ist; daneben kommen zwar auch Kalke vor, die aber auch ziemlich ärmlich entwickeltes Organismenleben beherbergen. Dass aber auch dies nur eine rein locale Erscheinung ist und nichts mit einem etwaigen allgemeinen Nachlasse des organischen Lebens zu thun hat, das geht mit absoluter Sicherheit daraus hervor, dass, wie man jetzt

weiss, Armenien, Indien und China ungeheuer fossilreiche Ablagerungen dieses Alters enthalten.[1])

So sehen wir diese ganze Argumentation gegen die Abstammungslehre und die Grundlage, auf der sie steht, in nichts zerfallen; genau ebenso verhält es sich mit einem anderen Einwurfe. Vergleicht man die einzelnen Abtheilungen, aus denen die Faunen des Silur und des Tertiär sich zusammensetzen, so findet man, dass die höchsten Abtheilungen des Thierreiches, nämlich Säugethiere, Vögel, Reptilien und Amphibien, dem Silur fehlen; die Fische sind im Tertiär sehr viel stärker vertreten als im Silur. Sieht man aber von den Wirbelthieren ab, so ergibt sich, dass unter den übrigen Formen im Silur die hoch organisirten Typen der Zahl nach stärker vertreten sind als im Tertiär; nachdem nun angeblich die Abstammungslehre ein fortwährendes Fortschreiten in der Höhe der Organisation mit sich bringen soll, so würde ihr dieses Ergebniss entschieden widersprechen. Wir haben jedoch oben gesehen, dass eine gesetzmässige Vervollkommnung nicht in allen Abtheilungen, sondern nur bei den jeweils höchsten Formen vom Standpunkte des Darwinismus vorausgesetzt werden kann, und dieser Bedingung entspricht denn auch die Ueberlegenheit der Wirbelthiere im Tertiär vollkommen. Was den Rückgang einiger höher organisirter Gruppen unter den Wirbellosen betrifft, so macht sich derselbe namentlich bei den Trilobiten und bei den Cephalopoden geltend, und wir haben oben die wahrscheinlichen Gründe für diese Erscheinung kennen gelernt.

Ebensowenig ist es zulässig, Schlüsse gegen die Darwin'sche Theorie aus dem Umstande abzuleiten, dass in irgend einem beschränkten Gebiete in den aufeinanderfolgenden Schichten bald einzelne Gruppen von Thieren, bald die Gesammtheit derselben sehr ungleichmässig vertheilt ist und sehr reiche Ablagerungen mit sehr armen in schroffem Gegensatze regellos wechseln; es sind das Erscheinungen, die ausschliesslich von den überaus mannigfaltigen und verwickelten örtlichen Verhältnissen abhängen, die bald das Fortkommen der Thiere im Allgemeinen oder gewisser Abtheilungen unter ihnen begünstigen, bald es beeinträchtigen oder hindern; sie stehen aber mit der allmäligen Abänderung der Organismen und den Gesetzen, welche diese beherrschen, in keinerlei unmittelbarem Zusammenhang.

Wir haben hier einige vom allgemeineren Standpunkte ausgehende und auf paläontologisch-geologischem Gebiete wurzelnde Einwürfe gegen die Abstammungslehre kennen gelernt und uns von ihrer Grundlosigkeit überzeugt: eine Reihe weiterer Bedenken werden im späteren Verlaufe der Darstellung zur Sprache kommen. Wir werden uns überzeugen, dass keiner von all' den versuchten Gegenbeweisen im Stande ist, die Grundlagen der Darwin'schen Theorie

---

[1]) Vergl. namentlich W. Waagen, Palaeontologia Indica, Series XIII. Salt-Range Fossils. Memoirs of the Geological Survey of India.

zu erschüttern, wenn auch einige recht bedeutende Einzelschwierigkeiten vorhanden sind, die für den Augenblick noch nicht erklärt werden können.

Der Schilderung der einzelnen Abtheilungen der wirbellosen Thiere mag eine kurze Uebersicht der grossen Haupttypen derselben vorausgeschickt werden, deren jedem die Namen der wichtigeren zugehörigen, namentlich der fossil vorkommenden Unterabtheilungen oder Classen beigefügt sind:

I. Protozoen. — Foraminiferen und Radiolarien.

II. Cölenteraten. — Spongien oder Seeschwämme und Cnidarier oder Nesselthiere (Korallen, Hydrozoen, Quallen).

III. Echinodermen oder Stachelhäuter. — Cystideen, Blastoideen, Crinoiden oder Seelilien, Asteroiden oder Seesterne, Echinoiden oder Seeigel (Holothurien oder Seewalzen).

IV. Würmer. — Fossil fast nur Reste von Gliederwürmern oder Annelliden.

V. Molluskoiden. — Bryozoen oder Moosthierchen und Brachiopoden.

VI. Mollusken oder Weichthiere. — Pelecypoden oder Muscheln, Gastropoden oder Schnecken, Scaphopoden, Conulariden, Pteropoden oder Flossenfüsser, Cephalopoden oder Kopffüsser.

VII. Tunicaten. — Fossil nicht bekannt.

VIII. Arthropoden oder Gliederfüsser. — Crustaceen oder Krebsthiere, Insecten, Tausendfüsse, Spinnen.

IX. Wirbelthiere. — Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugethiere.

2. Capitel. Protozoen.

Inhalt: Protozoen. — Foraminiferen. — Systeme der Foraminiferen. — Zusammensetzung der Schale. — Porosität der Schale. — Sandschalige und kalkschalige Typen. — Agglutinirende Foraminiferen. — Cornuspiridentypus. — Textilariden. — Lituolidentypus. — Nodosariden. — Endothyrenstamm. — Fusuliniden. — Nummulitiden. — Rückblick auf die Verwandtschaftsverhältnisse. — Veränderlichkeit der Foraminiferen. — Geologische Verbreitung. — Radiolarien.

Protozoen.

Die Entwicklung der Lebewelt beginnt nach den Annahmen der Theorie mit den niedrigsten Geschöpfen und schreitet von diesen zu immer höher stehenden Formen weiter; die Paläontologie, welcher die Darstellung dieses Vorganges obliegt, soweit es die überaus lückenhafte Ueberlieferung gestattet, muss demnach mit der Beschreibung derjenigen Wesen beginnen, welche den untersten Rang der ganzen Stufenleiter einnehmen.

Unter diesen niedrigsten Gebilden begegnen uns manche von so einfachem und so wenig scharf ausgesprochenem Baue, dass man nicht in allen Fällen mit Sicherheit zu entscheiden vermag, ob man es mit den unvollkommensten Trägern thierischen oder pflanzlichen Lebens zu thun hat, und weder das Vorhandensein von freier Ortsbewegung, noch die Art der Nahrungsaufnahme, noch eines der anderen Kennzeichen geben hier untrüglichen Aufschluss. Die Zahl der Vorkommnisse, welche, zwischen den beiden grossen Reichen stehend, dieselben mit einander verbinden, ist jedoch eine verhältnissmässig geringe, und bei der überwiegenden Mehrzahl auch der sehr tief stehenden Geschöpfe können wir doch schon die Kennzeichen der thierischen oder der pflanzlichen Entwicklung in ihrem Beginne wahrnehmen, wenn auch kein einziges vollständig durchschlagendes Merkmal vorhanden ist.

Man hat vorgeschlagen, alle niedrigsten Formen in ein Reich der Protisten oder Urwesen zu vereinigen, welches auf der Grenze zwischen thierischer und pflanzlicher Entwicklung steht und die Anfänge beider in sich vereinigt, während wohl die Mehrzahl der Biologen anderer Ansicht ist und es vorzieht, so weit als möglich in der Sonderung zu gehen und die thierischen Protisten dem Thierreiche, die pflanzlichen Protisten dem Pflanzenreiche anzuschliessen,

und wir schlagen ebenfalls den letzteren Weg ein. Es ist das übrigens im Ganzen keine Frage von grosser grundsätzlicher Bedeutung, da man von der Unmöglichkeit einer scharfen Grenzziehung nach irgend einer der angegebenen Richtung ganz allgemein überzeugt ist; es handelt sich daher vorwiegend um eine Zweckmässigkeitsfrage, mit der wir uns umsoweniger eingehend zu beschäftigen haben, als die Paläontologie in keiner Weise befähigt ist, eine Entscheidung hierüber, oder auch nur einen geringen Beitrag zu einer solchen zu liefern.

Die tiefststehenden thierischen Formen, kleine Geschöpfe ohne zellig gesonderte Organe und ohne differencirte Gewebe, mit einem aus einfacher, contractiler Eiweisssubstanz, aus »Sarcode« bestehenden Leibe, werden unter dem Namen der Protozoen oder Urthiere als der erste der grossen Hauptstämme oder »Typen« des Thierreiches zusammengefasst; von den überaus zarten Weichtheilen dieser Geschöpfe kann natürlich nie auch nur die geringste Spur in versteinertem Zustande erhalten bleiben, aber viele unter ihnen sondern feste, theils kalkige, theils kieselige Schalen oder Gerüste ab, die in manchen Ablagerungen in grosser Menge, ja geradezu im gewaltigsten Maasse felsbildend auftreten. Es ist eine überaus merkwürdige und überraschende Thatsache, dass diese Wesen, die kaum mehr sind als ein bewegliches Schleimklümpchen, Schalen aufbauen meist von streng regelmässiger, überaus zierlicher Gestalt, mit so verwickelter Anordnung, dass man sich lange Zeit hindurch nicht entschliessen konnte, diese Geschöpfe für so einfach entwickelt zu halten, als sie in Wirklichkeit sind.

Wenn uns aber auch solche Reste überaus niedrig organisirter Thiere in ungeheurer Menge erhalten sind, so dürfen wir doch durchaus nicht annehmen, dass sich unter denselben irgendwelche wichtige Stammformen befinden, auf welche die höher organisirten Abtheilungen zurückgeführt werden können; all' diejenigen Protozoen, welche feste Gehäuse oder Gerüste absondern, stellen ganz einseitig specialisirte Zweige des Hauptstammes dar, welche sich nicht weiter entwickeln, deren Nachkommen keine höhere Stufe erreichen konnten. Aus demselben Grunde ist es auch durchaus nicht nothwendig, anzunehmen, dass Reste von Protozoen schon in den ältesten Ablagerungen massenhaft vorkommen; denn wenn auch mit Angehörigen dieser Classe das Thierreich seinen Anfang genommen haben muss, so ist damit doch noch gar nicht bestimmt, dass auch der Beginn der Schalenbildung bei denselben in sehr frühe Zeit gefallen sein müsse. Es fehlt somit jenes hohe Interesse an den fossilen Ueberresten von Urthieren, welches dieselben erwecken müssten, wenn wir daraus Schlüsse auf die Beschaffenheit der frühesten Ahnen des Thierreiches ziehen könnten, oder wenn deren erstes Erscheinen nothwendig als der Beginn der paläontologischen Ueberlieferung betrachtet werden müsste. Trotzdem aber bleibt an diesen Vorkommnissen noch immer des Wichtigen sehr viel, und namentlich die merkwürdige Veränderlichkeit der Gestalt, welche bei keinem höheren Wesen mehr in diesem Grade vorzukommen scheint, verdient die grösste Aufmerksam-

keit, abgesehen davon, dass vom geologischen Standpunkte aus den Gehäusen der Protozoen ganz besondere Bedeutung zukommt, da sie weitaus den grössten Beitrag zur Bildung kalkiger Gesteine liefern.

Die beiden wichtigsten Hauptabtheilungen der Protozoen sind die Rhizopoden und die Infusorien, von denen aber nur die ersteren, welche ihrem ganzen Baue nach tiefer stehen, in den beiden Abtheilungen der Foraminiferen und der Radiolarien Glieder mit erhaltungsfähigen Harttheilen aufzuweisen haben.

Foraminiferen.

Bei den Foraminiferen ist der weiche Leib des Thieres ohne äussere Umhüllungshaut, eine wenig differencirte Sarcodemasse, die in ihrem Innern sogenannte »Kerne« und mit Flüssigkeit gefüllte Räume umschliesst, und in welcher sich eine eigenthümliche »Körnerströmung« bemerkbar macht. Eine besonders wichtige Eigenthümlichkeit ist das Auftreten der sogenannten Scheinfüsschen oder Pseudopodien; sie besitzen nämlich die Fähigkeit, Theile der Sarcodemasse des Körpers beliebig vorzustrecken und wieder einzuziehen; bei den Amöbiden, welche fossil nicht bekannt sind, bestehen diese Pseudopodien aus grösseren, gelappten oder fingerförmigen Fortsätzen oder aus meist gröberen, einfachen Fäden, bei den Foraminiferen im engeren Sinne stellen dieselben ausserordentlich feine Fäden dar (Fig. 14), welche von der Körperoberfläche ausgesendet werden, netzförmig ineinander verfliessen und sich vereinigen, durch ihr Zusammenlaufen wieder compactere Sarcodepartien entstehen lassen und ein die Grösse des Körpers bei Weitem übertreffendes Netzwerk bilden. Sie stellen durchaus nicht bestimmte, selbstständige und bleibende Organe dar, sondern jedes kleine Pseudopodium kann eingezogen werden und verfliesst wieder mit der Körpermasse, während andere Theile dieser als neue Scheinfüsschen ausgesendet werden können. Diese merkwürdige Einrichtung dient sowohl zur Nahrungsaufnahme als zur Ortsbewegung; die Pseudopodien umschlingen und umschliessen kleine vegetabilische Körper und verdauen dieselben, so dass jeder einzelne Theil der Leibesoberfläche als Mund, als Magen und als Fuss zu dienen im Stande ist.

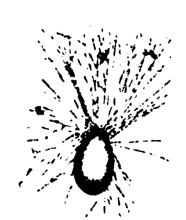


Fig. 14. Foraminifere (*Gromia*) mit ausgestreckten Pseudopodien, welche aus der Mündung der Schale hervortreten. Stark vergrössert.

Für uns ist vor Allem die Schale von grösster Bedeutung; bei einigen jetzt lebenden Formen fehlt sie ganz oder besteht sie nicht aus mineralischen Bestandtheilen, und solche Typen haben gewiss auch in der Vorzeit gelebt, konnten aber natürlich keine Spuren hinterlassen. Bei den meisten ist ein festes Gehäuse vorhanden, welches bald aus Kalk, bald aus kieselig-sandigem Material besteht, bei einzelnen auch aus reiner, allem Anscheine nach vom Thiere selbst

ausgeschiedener Kieselsäure zusammengesetzt ist. Die Structur der Kalkschalen ist bei manchen compact von porzellanartigem Aussehen, bei anderen hat sie Glasglanz und die Schale ist von zahlreichen bald überaus feinen, bald gröberen Poren für den Durchtritt der Pseudopodien durchzogen, zu denen sich bei den hoch organisirten Typen noch ein mehr oder weniger complicirtes System von Canälen gesellt, welche in der Schale verlaufen. Häufig treten auch bei diesen verwickelter gebauten Foraminiferen einzelne Kalkpartien ohne Poren mit compactem Baue, aber bisweilen von Canälen durchzogen, auf, das sogenannte Zwischenskelet (vergl. Fig. 15), wie es mit einem unpassenden Ausdrucke genannt wird. Dasselbe ist bald auf der Aussenseite der Schale, bald in den Kammerscheidewänden u. s. w. vorhanden. Bei den sandschaligen Foraminiferen kommen Poren zuweilen vor, die Mehrzahl aber entbehrt derselben. Nach aussen öffnen sich die Schalen in der Regel mit einer runden spaltförmigen, halbmondförmigen oder verästelten Mündung, oder es sind statt dieser mehrere siebartig die Wandung durchbrechende Löcher vorhanden. Bei einzelnen aber fehlt die Mündung ganz, und das Thier ist dann für den Verkehr mit der Aussenwelt ganz auf die Poren der Schale angewiesen.

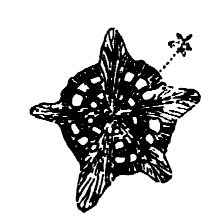


Fig. 15. *Calcarina calcitrapoides* aus der obersten Kreide von Maestricht; Querschnitt, vergrössert, nach Zittel. Die fünf vom Mittelpunkte ausstrahlenden Zacken bestehen aus Zwischenskelet mit Canälen, die übrige Schale aus porösem Kalk.

Die meisten Foraminiferen sind sehr klein, so dass sie mit freiem Auge zwar noch deutlich sichtbar sind, aber zur Unterscheidung auch nur der äusseren Formverhältnisse mit schwacher mikroskopischer Vergrösserung betrachtet werden müssen, doch kommen auch Riesen bis zu 2 Zoll Grösse vor, wie sie namentlich unter den Arten der im älteren Tertiär überaus häufigen Gattung *Nummulites* eine bedeutende Rolle spielen.

Auch die Gestalt der Schalen ist eine ausserordentlich wechselnde; die meisten bestehen aus mehreren, sehr viele aus einer ausserordentlich grossen Menge einzelner Kammern, welche durch Oeffnungen miteinander in Verbindung stehen, während einige wenige nur eine einzige Kammer besitzen. Die Kammern sind bisweilen ganz unregelmässig zusammengehäuft, gewöhnlich jedoch in ausserordentlich gesetzmässiger Weise gelagert; bald sind sie zu einer einzigen geraden oder gekrümmten Reihe angeordnet, bald sind mehrere ineinander greifende Reihen zusammengelagert, bei einigen sind dieselben in geschlossenen Kreisen um eine in der Mitte gelegene Zelle gefügt, während bei sehr vielen eine spirale Aufrollung in einer Ebene stattfindet. Solche Formen erinnern in ihrer Gestalt an die Gehäuse von Nautilen und Ammoniten, und in der That glaubte man, als man nur die Schalen der Foraminiferen, nicht aber die Thiere kannte, dass man es mit winzigen Angehörigen der Molluskenclasse der Kopffüssler oder Cephalopoden zu thun habe, eine Ansicht, die sich bis in die Dreis-

sigerjahre unseres Jahrhunderts erhielt. Ja es knüpften sich gar seltsame Vorstellungen an diese Vorkommnisse; man wusste, dass in älteren Ablagerungen, in den sogenannten mesozoischen Formationen, in grosser Menge und Häufigkeit Ammoniten vorkommen, ja diese bilden hier geradezu den augenfälligsten Charakter der Meeresbevölkerung; mit Beginn der Tertiärzeit dagegen verschwinden dieselben, sie sterben aus, und man kam nun auf den Gedanken, dass ihr Stamm nicht wirklich erloschen sei, sondern nur mit abnehmender Lebenskraft immer kleinere und kleinere Sprösslinge getrieben habe, so dass die Foraminiferen wirklich die verkümmerten Zwergnachkommen der Ammoniten wären.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass eine so abenteuerliche Ansicht nie allgemeine Annahme finden konnte; vollends unmöglich wurde dieselbe natürlich, als Dujardin im Jahre 1835 das Thier der Foraminiferen beobachtete und zeigte, dass dasselbe auf einer ausserordentlich niedrigen Stufe stehe. Seit dieser Zeit ist die Organisation ihrer Weichtheile mit grossem Eifer untersucht und so die Lücke der Kenntniss ausgefüllt worden, welche dadurch gegeben war, dass man lange Zeit hindurch nur den Schalen Aufmerksamkeit geschenkt hatte. Diese Gehäuse sind schon seit den ältesten Zeiten bekannt und sind vielleicht die ersten Versteinerungen, die dem Menschen überhaupt aufgefallen sind; denn nicht die jetzt lebenden Vertreter der Abtheilung, sondern die in den Gesteinen des älteren Tertiär in unglaublichen Massen angehäuften grossen Nummuliten haben die Aufmerksamkeit schon frühe auf sich gezogen. Sie verdanken dieses vor Allem dem Umstande, dass gerade in einigen der uralten Culturländer, vor allem in Aegypten, mächtige Kalkmassen auftreten, die zum grössten Theile aus diesen Gehäusen bestehen; aus solchen Gesteinen sind die ägyptischen Pyramiden aufgebaut, und nach der Schilderung Zittel's ist in der libyschen Wüste der Boden oft meilenweit ganz von den thalergrossen Exemplaren des *Nummulites Gizehensis* bedeckt. Den Erbauern der Pyramiden, den kundigsten Naturbeobachtern des Alterthums, sind diese auffallenden Reste gewiss nicht entgangen; die erste Erwähnung derselben finden wir allerdings erst bei Herodot und Strabo, und später kehren Schilderungen bei den Schriftstellern des Mittelalters und der Folgezeit unzählige Male wieder.

Indessen hatte man keine Ahnung, dass neben diesen Riesen auch ein ungezähltes Heer von Zwergformen seit uralter Zeit existirt hat und noch heute in geradezu unglaublichen Mengen in allen Meeren vorhanden ist; erst im Jahre 1730 entdeckte sie Bianchi (Plancus) im Sand an der Küste von Rimini und ein Jahr später Beccari in den tertiären Schichten der Umgebung von Bologna. Trotz der ungeheuren Menge erklärt es sich aus der geringen Grösse sehr leicht, dass diese Körperchen der Aufmerksamkeit so lange entgehen konnten; weit später zeigten die Untersuchungen von Ehrenberg, welch' gewaltige Rolle die Foraminiferen in der Natur spielen, und erst der neuesten Zeit

verdankt man den Nachweis, dass sie unter allen Organismen den wichtigsten Antheil am Aufbaue der Kalkgesteine nehmen.

Die Schleppnetzuntersuchungen, welche in den letzten Jahrzehnten in den grossen Meerestiefen angestellt wurden, haben zu dem Ergebnisse geführt, dass der Meeresboden in der Umgebung der Küsten auf eine Entfernung von 60 bis 300 Seemeilen mit Schlamm bedeckt ist, welcher vom Lande herrührt und welchem häufig Foraminiferenschalen in Menge beigemischt sind; hat man aber diesen schmalen Gürtel überschritten, so findet man, dass im offenen Meere der Grund fast überall von dem sogenannten weissen Schlamm bedeckt ist, und erst in den grössten Tiefen von mehr als 4000 Meter tritt dieser kalkige Niederschlag zurück, und an seiner Stelle erscheint ein überaus feiner rother Thon.

Die mikroskopische Untersuchung hat nun ergeben, dass der weisse Tiefseeschlamm zum grössten Theile aus den Schalen kleiner Foraminiferen, namentlich aus den Gattungen *Globigerina, Orbulina, Pulvinulina, Hastigerina* zusammengesetzt ist; die Thiere aber, welchen diese Schalen angehören, leben nicht oder nur zu einem sehr kleinen Theile am Meeresgrunde, sondern sie halten sich schwimmend an der Oberfläche des Wassers oder in geringer Tiefe auf, und erst nach dem Tode der Einwohner sinken die Gehäuse zu Boden und bilden die mächtigen kalkigen Niederschläge. Um so auffallender ist es, dass den grössten Meerestiefen von mehr als 4000 Meter der Globigerinenschlamm fehlt, obwohl auch hier dieselben Foraminiferen an der Oberfläche des Wassers schwimmend vorkommen, allein diese seltsame Erscheinung erklärt sich sehr einfach dadurch, dass in den grossen Tiefen das Meerwasser entweder in Folge des hohen Druckes oder eines etwas grösseren Kohlensäuregehaltes alle niedersinkenden Kalkschalen rasch auflöst.

Auch den seichteren Meerestheilen fehlen, wie oben erwähnt, Foraminiferenschalen durchaus nicht, sie sind im Gegentheile auch hier in grosser Menge vorhanden, da aber hier vom Lande her stets Schlamm und Sand zugeführt wird und überdies in seichten und küstennahen Gewässern fast überall auch andere kalkabsondernde Thiere, namentlich Muscheln und Schnecken vorkommen, so kann auch hier keine ganz vorwiegend aus Foraminiferenschalen bestehende Ablagerung gebildet werden.

Aehnliche Verhältnisse scheinen auch in der Vorzeit geherrscht zu haben; wenn man sehr reine, dichte Kalke von deutlicher Schichtung im Dünnschliffe unter dem Mikroskope prüft, so findet man in denselben häufig in ausserordentlicher Menge die Durchschnitte von Foraminiferen und namentlich von Globigerinen, welche auch in der Jetztwelt die Hauptkalkbildner im offenen Meere sind; das ist z. B. der Fall bei vielen Kalken der Trias und des Jura in den Alpen, und von Manchen wird auch der weissen Schreibkreide ein ähnlicher Ursprung zugeschrieben. In anderen Gegenden, welche fast niemals vom offenen küstenfernen Meere bedeckt waren, wie das z. B. mit England der Fall ist, spielen die

Foraminiferen naturgemäss eine untergeordnete Rolle in der Gesteinsbildung, und da gerade die englischen Gesteine von Sorby in dieser Richtung eingehend untersucht wurden, ehe in anderen Gegenden ähnliche Forschungen in hinreichendem Maasse vorgenommen worden waren, so leisteten die Ergebnisse der unrichtigen Ansicht Vorschub, dass die Foraminiferen in früherer Zeit weniger bei der Gesteinsbildung betheiligt gewesen seien als heute.

An Globigerinen sehr reiche Ablagerungen können wir allerdings bis jetzt nur bis in die Trias zurückverfolgen, in den älteren paläozoischen Bildungen treten theilweise sehr abweichende und überraschende Verhältnisse ein, auf deren Darstellung wir später zurückkommen werden. Jedenfalls kommen in allen Formationen von der Carbonzeit bis auf den heutigen Tag Gesteine vor, die fast ganz aus Foraminiferenschalen bestehen. Wenn wir uns aber Untersuchungsmaterial an kleinen Formen verschaffen wollen, so dürfen wir dasselbe nicht in den festen, fast ganz von Foraminiferen gebildeten Kalken suchen, denn in diesen hat ein so weit gehender Umkrystallisirungsprocess stattgefunden, oder sind wenigstens die kleinen Schälchen mit dem umschliessenden Material so innig verwachsen, dass man zwar meist das Vorhandensein von Foraminiferen in Dünnschliffen unter dem Mikroskop erkennen, sie aber in der grossen Mehrzahl der Fälle nicht im Einzelnen untersuchen kann. Besser gelingt es schon, wo die Reste im Sande liegen, aus dem man oft grosse Mengen gut erhaltener Schalen herauslesen kann, aber auch das gelingt in der Regel nur bei jungen Ablagerungen in älteren Bildungen haben auch hier die den Sand mit Leichtigkeit durchdringenden Gewässer ihr Zerstörungswerk vollendet und die vorhandenen Schalen aufgelöst. Um reichliche und gut erhaltene fossile Foraminiferen mit Leichtigkeit zu erhalten, muss man plastische, knetbare Thone oder zerfallende Mergel aufsuchen; ihr zähes Gefüge gewährt dem Wasser keinen Durchtritt, sie sind »undurchlässig« und haben darum die kleinen Kalkschalen in trefflicher Erhaltung aufbewahrt; allerdings wäre es eine sehr missliche Aufgabe, dieselben unmittelbar aus dem Thone auszulesen, allein dieselbe wird sehr einfach, wenn man diesen schlämmt. Es sind dafür verschiedene Methoden angegeben worden und in Gebrauch, die folgende empfiehlt sich ihrer grossen Einfachheit wegen wohl am meisten. Das zu schlämmende Material wird auf ein Stück von glattem Wollzeug gelegt, dicht genug gewebt, um das Durchdringen der Foraminiferen zu verhindern, aber doch so locker, dass die Zwischenräume des Gewebes durch den Thon nicht verstopft werden; dann werden die Zipfel des Stoffes zusammengenommen und mit einem Faden zugebunden, so dass der Thon locker in einem Beutel liegt, und nun wird so lange mit Wasser ausgewaschen, als dieses noch trüb abläuft. Auf diese Weise gelingt es, rasch kleinere Mengen zu präpariren; um grössere Massen zu erhalten verwendet man am besten überaus feinmaschige Siebe aus Messingdraht, mit deren Hilfe die Arbeit ausserordentlich leicht und rasch von statten geht. Gesteine, die nicht zerfallen

wollen, werden vor der Schlämmung wiederholt erwärmt und dann in Wasser geworfen, hier leise gedrückt und geknetet; geschieht die Operation im Winter, so kann man die nassen Stücke vor das Fenster legen und etwas frieren lassen, bis der erwünschte Erfolg eintritt. Der Schlämmrückstand besteht in der Regel aus Quarzkörnern, Foraminiferen, winzigen Schnecken- und Muschelschälchen, zu denen sich noch oft Schalenbruchstücke und Stacheln sehr kleiner Seeigel, Gehörknöchelchen von Fischen und andere derartige Kleinigkeiten gesellen; mit Hilfe der Loupe werden dann die brauchbaren Dinge ausgelesen, die einzelnen Arten vorläufig gesondert und in Gläschen aufbewahrt.

Um die äussere Form kennen zu lernen, werden die Stücke stets bei auffallendem Lichte unter dem Mikroskope betrachtet, und es genügt hier eine schwache Vergrösserung; die einzelnen Arten können in der Regel schon auf diesem Wege bestimmt werden, doch ist es nur eine ziemlich oberflächliche Kenntniss, die man so erlangt; zu einem näheren Verständnisse ist es unbedingt nothwendig, auch die feinere Structur der Schalen zu untersuchen, das Vorhandensein oder Fehlen gröberer oder feinerer Poren in derselben, eines verzweigten Canalsystems u. s. w. zu verfolgen, und hiezu muss man Dünnschliffe von Foraminiferen in durchfallendem Lichte und bei stärkerer Vergrösserung beobachten.

Systeme der Foraminiferen.

In den älteren Arbeiten wurde allerdings fast nur die äussere Gestalt und die Zahl und Anordnung der Kammern berücksichtigt, und die ganze Eintheilung wurde namentlich nach dem Vorgange von d'Orbigny lediglich auf Grund dieser Merkmale vorgenommen; man unterschied Monostegier, die nur aus einer Kammer bestehen, Stichostegier, mit einer Reihe geradlinig angeordneter Kammern, Helicostegier, mit spiral aufgewundenen, Enallostegier, mit mehrreihig angeordneten, Agathistegier, mit knäuelförmig aufgewickelten Kammern u. s. w. Neuere Untersuchungen, vor Allen diejenigen von Carpenter[1]) und Reuss,[2]) haben jedoch gezeigt, dass eine Gruppirung nach diesen Grundsätzen zu ganz unnatürlichen Resultaten führt; und wenn auch von einzelnen Paläontologen ohne genügenden Grund an der alten Auffassung festgehalten wird, so hat doch bei der grossen Mehrzahl der Foraminiferenkenner die Ueberzeugung platzgegriffen, dass die äusseren Formverhältnisse oft bei sehr nahe miteinander verwandten Vorkommnissen bedeutenden Verschiedenheiten unterworfen sind. Man hat daher nach anderen, im feineren Baue der Schalen begründeten Kennzeichen gegriffen, und die Untersuchung dieser ist jetzt zu einem Hauptgegen-

[1]) Carpenter, R. Jones and Parker, Introduction to the study of Foraminifera. Ray Society, 1862.

[2]) Reuss, Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1861, Bd. XLIV.

stande des Studiums geworden. Carpenter und Reuss haben namentlich auf das Vorhandensein oder Fehlen von Poren, von verzweigten Canälen, Reuss ausserdem auf die Zusammensetzung der Schalen aus Kalk oder kieselig-sandigem Material sehr grossen Werth gelegt und danach eine Eintheilung gegeben. Allerdings führt auch die ausschliessliche Berücksichtigung dieser Merkmale zu keinem ganz befriedigenden Resultate, da in manchen Fällen sehr nahe miteinander verwandte Formen theils kalkige, theils sandige Schale tragen, und auch die Porosität liefert kein untrügliches Ergebniss. In neuerer Zeit hat Schwager mit Recht versucht, der zeitweilig zu sehr vernachlässigten äusseren Form besser gerecht zu werden und zu zeigen, dass innerhalb der einzelnen in dieser Weise begründeten Gruppen sich einfacher und complicirter gebaute Formen vereinigen.[1])

Es darf als ein Fehler vieler bisheriger Eintheilungsversuche betrachtet werden, dass ein Hauptmerkmal aufgesucht und an die Spitze der Anordnung gestellt wird, nach welchem dann die ganze Formenmenge in einige wenige, meist zwei oder drei Hauptgruppen gebracht wird; vorwiegend ist es die poröse oder undurchbohrte Structur der Schale oder ihre Zusammensetzung aus kohlensaurem Kalke oder Sand, welchen dabei die grösste Bedeutung beigemessen wird. Fast in allen Abtheilungen des Thierreiches hat man gefunden, dass jede nach solchen Grundsätzen vorgenommene Eintheilung eine künstliche ist, und an diesem Fehler kranken auch all' unsere Foraminiferensysteme. Jedes derselben ist genöthigt, entweder sofort eine Reihe von Ausnahmen und Abweichungen zuzugeben oder nahe verwandte Formen an ganz verschiedenen Stellen des Systems einzureihen; überdies ist unsere Kenntniss der Bedeutung der einzelnen Kennzeichen noch eine unzureichende, und darum ist auch doppelte Vorsicht in dieser Richtung nothwendig. Es ist besser, zunächst eine grössere Anzahl kleinerer, natürlich umgrenzter Familien festzuhalten, ohne Rücksicht auf grosse Hauptabtheilungen, und man wird dabei die Möglichkeit ins Auge fassen müssen, dass irgend ein Kennzeichen, auf welches jetzt der grösste Werth gelegt wird, in Wirklichkeit sich als minder bedeutsam erweisen könnte. Hat man einmal eine Anordnung der ganzen Formenmenge in eine Anzahl von Gruppen durchgeführt, dann wird auch, wie wir sehen werden, der Zusammenhang dieser unter sich verhältnissmässig leicht festgestellt werden können.

Einen derartigen Weg hat in neuerer Zeit Brady,[2]) dem wir den letzten Eintheilungsversuch verdanken, bei der Beschreibung der von der »Challenger«-

---

[1]) Schwager, Saggio di classificazione dei Foraminiferi, avuto riguardo alle loro famiglie naturali. Bolletino del comitato geologico d'Italia. 1876, 11, 12; 1877, 1, 2.

[2]) Brady, Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger. Report on the scientific Results of the Cruise of H. M. S. Challenger Zoology, vol. IX, pag. 60. (Das Werk wird auf den folgenden Seiten einfach als »Brady, Challenger-Bericht« angeführt werden.)

Expedition gesammelten Foraminiferen einzuschlagen versucht. Er hat es vermieden, grosse Hauptabtheilungen aufzustellen, sondern trennt die folgenden 10 Familien:

1. Gromiden. Schale chitinös, undurchbohrt, mit einer, oder mit zwei einander gegenüberliegenden Mündungen.

2. Milioliden. Nicht porös; Schale porzellanartig, kalkig, bisweilen mit Sandkörnern incrustirt, im Brackwasser chitinös, in den grössten Meerestiefen bisweilen aus einer gleichartigen, kieseligen Haut bestehend.

3. Astrorhiziden. Gehäuse immer zusammengesetzt (aus Sandkörnern u. s. w.), meist gross und einkammerig, oft verzweigt oder strahlig; bisweilen durch Einschnürungen segmentirt, selten gekammert; gekammerte Formen nie symmetrisch.

4. Lituoliden. Gehäuse sandig, Kammerung oft unvollständig, oft labyrinthisch. Umfasst die »isomorphen« sandigen Formen vieler kalkiger Gattungen und manche festgewachsene Typen.

5. Textilariden. Die grösseren Formen sandig, mit oder ohne Poren, die kleineren kalkig, glasglänzend, deutlich porös; Kammern zwei oder mehrreihig, spiralig oder unregelmässig; oft dimorph.[1])

6. Chilostomelliden. Schale kalkig, fein porös; Kammern *Miliola*-artig angeordnet; Mündung aus einem gekrümmten seitlichen Schlitz bestehend.

7. Lageniden. Schale kalkig, sehr fein porös, keine Canäle und kein Zwischenskelet. Einkammerig oder die Kammern zu einer einfachen, geraden, gebogenen oder spiralen Linie angeordnet; Mündung endständig, rund oder strahlig.

8. Globigeriniden. Schale kalkig, porös, aus wenigen aufgeblasenen Kammern zusammengesetzt, spiralig; mit einfacher oder mehrfacher Mündung; ohne Canalsystem und Zwischenskelet.

9. Rotaliden. Schale kalkig, porös, frei oder festgewachsen. Die normalen Vertreter »rotaliform«, ausserdem einige abweichend gestaltete Nebenformen. Einzelne höher entwickelte Formen mit doppelten Kammerwandungen, mit Zwischenskelet und Canalsystem.

10. Nummulitiden. Schale kalkig, von feinen Röhrchen durchzogen, vielkammerig, symmetrisch-spiralig, die höheren Formen alle mit Zwischenskelet und Canalsystem.[2])

---

[1]) Unter Dimorphismus wird von Brady und manchen anderen Foraminiferenforschern ganz abweichend vom gewöhnlichen zoologischen Sprachgebrauche eine Anordnung der Schale bezeichnet, bei welcher die Jugendkammern wesentlich anders angeordnet sind als die später gebildeten.

[2]) In der Reihenfolge der Familien genau nach Brady; die Charaktere der Familien theils genau nach Brady, theils etwas verändert und stark gekürzt.

Ohne Zweifel ist dies die beste Eintheilung der Foraminiferen, die bisher geliefert worden ist; sie folgt Schwager, insoferne sie auch der äusseren Gestalt u. s. w. bedeutenden Einfluss auf die Anordnung zugesteht, und hat es vermieden, grosse Hauptabtheilungen aufzustellen. Immerhin fehlt es auch hier durchaus nicht an Punkten, in welchen eine Aenderung dringend nothwendig ist; dahin gehört die Unterordnung der Fusulinen, Orbitoiden u. s. w. unter die Nummulitiden; nachdem schon bei den Rotalideen Formen mit und ohne Canalsystem u. s. w. vereinigt sind, so hat auch die Familie der in einer Ebene aufgerollten Nummulitiden ihre Existenzberechtigung verloren und müssen deren sehr ungleichartige Bestandtheile voneinander getrennt werden. Ebenso ist die Stellung der Gattungen *Cornuspira, Spirillina* und *Ammodiscus* verfehlt, vor Allem aber die ganze Familie der Lituoliden eine unnatürliche.

Zusammensetzung der Schale.

Ein sehr ins Auge fallendes Merkmal, auf welches lange Zeit hindurch der grösste Werth gelegt wurde, ist die Zusammensetzung der Schale, welche bei manchen Formen kalkig, bei anderen, allerdings überaus spärlichen, rein kieselig, bei einer dritten Gruppe häutig oder chitinös ist, während bei einer vierten Abtheilung fremde Körper, meist Sandkörnchen, bisweilen auch Nadeln von Schwämmen, durch ein Bindemittel von kohlensaurem Kalk, von Kieselsäure, seltener von Eisenoxyd, verkittet sind.

Bekanntlich ist diesen Verschiedenheiten so grosse Wichtigkeit beigelegt worden, dass man die ganze Masse der Foraminiferen in die drei Unterabtheilungen der »*Chitinosa*«, der »*Calcarea*« und der »*Agglutinantia*« theilte, und wenn wir auch diesem Vorgange nicht folgen, so darf doch die Bedeutung der Zusammensetzung der Schale nicht unterschätzt werden. Allerdings gibt es Erscheinungen, welche veranlassen könnten, in diesen letzteren Fehler zu verfallen. Wie unten näher gezeigt werden wird, kommen mehrfach, und zwar namentlich in den Familien der Milioliden und Textilariden, einander sehr nahe verwandte Formen mit verschiedener Schalenzusammensetzung vor, ja es zeigt sich, dass die äusseren Lebensverhältnisse, die Tiefe und Zusammensetzung des Meerwassers den tiefgreifendsten Einfluss in dieser Richtung ausüben können. Aber noch weiter sehen wir bei einer näheren Betrachtung, dass die agglutinirende Familie der Lituoliden für eine Menge kalkiger Gattungen sandige Parallelformen enthält, wie das schon mehrfach hervorgehoben worden ist; so entsprechen sich z. B.

Sandige Reihe.	Kalkige Reihe.
Ammodiscus	*Spirillina, Cornuspira*
Webbina	*Nubecularia*
Nodosinella	*Nodosaria*

Sandige Reihe.	Kalkige Reihe.
Rheophax, Haplostiche	*Nodosaria, Dentalina, Lagena*
Haplophragmium, Trochammina, Endothyra	*Marginulina, Cristellaria, Nonionina, Sphaeroidina, Globigerina, Rotalia*
Cystammina [1])	*Allomorphina.*

Bei dem Auftreten solcher »isomorpher« Formen, wie sie neuerdings genannt worden sind, ist die Frage natürlich, in welchen Beziehungen die einander entsprechenden Glieder beider Reihen zueinander stehen, und ob es nicht richtiger wäre, die einzelnen kieseligen Typen zu den ihnen ähnlichen kalkigen Formen zu stellen, statt erstere als eine besondere Familie der Lituoliden zusammenzufassen.

Manche Zoologen sind der Ansicht, dass ein Merkmal, das in ähnlicher Weise schwankt, wie wir das von der Zusammensetzung der Schale bei den Milioliden und Textilarien kennen gelernt haben, nicht nur für die engere Gruppe, bei welcher diese Veränderlichkeit beobachtet ist, sondern für die ganze Classe, welcher diese Gruppe angehört, ohne Bedeutung für das System und die Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse sei. Derartigen Folgerungen begegnet man häufig genug auf verschiedenen Gebieten, ohne dass aber deren Berechtigung anerkannt werden könnte; der Werth eines Charakters muss in jedem einzelnen Falle erfahrungsmässig festgestellt werden, und niemals darf nach den Verhältnissen auf einem Nachbargebiete ein Urtheil a priori darüber abgeleitet werden. Es ist ein überaus richtiger Gedanke, den Linné in den viel besprochenen Satz gekleidet hat, dass das Genus den Charakter macht, nicht der Charakter das Genus, mit anderen Worten, die natürliche Verwandtschaft und systematische Zusammengehörigkeit darf nicht nach einer schablonenhaft aufgestellten »Diagnose« beurtheilt werden, sondern nur die genaueste Untersuchung einer Formengruppe in allen ihren Beziehungen kann über die Zusammengehörigkeit

[1]) Unter den merkwürdigen neuen Formen, welche die Schleppnetzuntersuchungen der Challenger-Expedition zum Vorscheine gebracht hat, befinden sich zwei kleine Arten mit sandig agglutinirender Schale, welche sich in der äusseren Form vollständig an die kalkig-poröse Chilostomellidengattung *Allomorphina* anschliessen, wie das von Brady ausdrücklich hervorgehoben wird; dieselben sind beschrieben als *Trochammina galeata* und *pauciforata* (vergl. Brady, Challenger-Bericht, S. 344, Taf. XL, Fig. 19—23; Taf. XLI, Fig. 1, 2). Wie schon vielfach und namentlich von Bütschli hervorgehoben wurde, bildet die Gattung *Trochammina* ein Gemenge der verschiedenartigsten Dinge, welche in naturwidriger Weise nur nach der Grösse der Sandkörner und der Menge des Cements vereinigt werden. Es sind schon mehrfache Abzweigungen von *Trochammina* vorgenommen worden, und diese Gattung sollte auf die rotaliformen Typen beschränkt bleiben. Jedenfalls ist nicht der geringste Grund vorhanden, Arten mit der so auffallend charakterisirten Einrollung eines Chilostomelliden als *Trochammina* zu bezeichnen. Ebensowenig können die oben genannten Arten in eine der anderen bis jetzt aufgestellten Gattungen eingereiht werden. Ich schlage daher für die beiden Brady-schen Arten *Trochammina pauciforata* und *galeata* eine neue Gattung, ***Cystammina***, vor, welche sich sehr einfach charakterisiren lässt als »sandiger Paralleltypus zu *Allomorphina*«.

entscheiden. Der kurze Satz, in welchem der Systematiker dann für praktische Zwecke die augenfälligsten Merkmale zusammenfasst, ist in keiner Weise ausschliesslich maassgebend, und am allerwenigsten kann von vorneherein bestimmt werden, welche Kennzeichen für eine ganze Formengruppe die maassgebenden sind und welche Veränderungen derselben eine Trennung rechtfertigen können. Leider wird dagegen oft genug gesündigt; es wird z. B. für eine Formengruppe eine beschränkte Anzahl von Merkmalen als entscheidend ausgewählt und die Veränderungen schematisch angeführt, deren dieselben fähig sind; man hat etwa drei Merkmale, deren jedes nach vier verschiedenen Richtungen abändern kann, man berechnet dann in der einfachsten Weise, wie viele Gattungen danach existiren können oder sollen, und spannt dann die ganze Formenmenge in dieses Prokrustesbett. Dass solche Dinge vorkommen, ist wie jede Verirrung begreiflich, unverständlich aber ist, dass man dabei die Illusion hegen kann, dass eine solche dürre Schablone die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse, die Abstammung getreulich widerspiegle.

Eine derartige rein schematische Auffassung würde auf Grund des Verhaltens bei den Milioliden und Textilariden der Zusammensetzung der Schale gar keinen Werth beimessen, allein eine genaue und allseitige Prüfung der Verwandtschaftsbeziehungen führt zu einem anderen Ergebnisse. Wir sehen dabei von den Gromiden ab, welche sich fossil nicht erhalten können, die aber eine gute natürliche Gruppe darzustellen scheinen; bei den übrigen Foraminiferen handelt es sich nur um kalkiges und sandiges Gehäuse, und hier zeigt sich ein wichtiges und bisher wohl zu wenig beachtetes Verhältniss: Die niedrigststehenden, mit der unvollkommensten Schalenbildung versehenen Formen, welche Brady's sehr gut begründete Familie der Astrorhiziden bilden, sind ausschliesslich sandig, die höchst entwickelten, mit verzweigtem Canalsystem, doppelten Scheidewänden, Zwischenskelet u. s. w. versehenen Foraminiferen sind ausschliesslich kalkig, während die zwischen beiden stehenden Formen theils sandig, theils kalkig sind und mannigfache Uebergänge von der einen zur anderen Entwicklung zeigen.

Dieses Verhältniss legt von selbst die Vermuthung nahe, dass sandige Formen ohne jede Spur einer verwickelten Bildung, wie wir sie bei den Astrorhiziden finden, die Stammtypen darstellen, aus welchen sich die übrigen Foraminiferen entwickelt haben. Es wäre von grosser Bedeutung, wenn ein solcher Zusammenhang nachgewiesen werden könnte, und wir werden daher diesem Gegenstande etwas nähere Aufmerksamkeit zuwenden müssen. Für die Auffassung, dass die sandigen Foraminiferen in Wirklichkeit den ursprünglicheren Typus darstellen, spricht in erster Linie ihr geologisches Vorkommen, indem sie in alten Ablagerungen in verhältnissmässig weit grösserer Zahl auftreten als später; das zeigt sich allerdings beim Vergleiche der jetzt lebenden mit den tertiären und mesozoischen Arten nicht

so auffallend, in voller Deutlichkeit aber, wenn wir uns den paläozoischen Bildungen und namentlich dem Kohlenkalke zuwenden, der hier allein eine reiche Foraminiferenfauna geliefert hat. Wir kennen dieselbe jetzt namentlich durch die Arbeiten von Brady, Möller, Schwager, Stache und Steinmann ziemlich genau und können uns von deren Zusammensetzung ein gutes Bild machen. Die am massenhaftesten auftretende Formengruppe der Fusuliniden umfasst allerdings ganz vorwiegend kalkige Schalen, aber sie zeigt in *Fusulinella Struvei* wenigstens einen sehr verbreiteten Vertreter mit sandigem Gehäuse; ausser dieser einen Abtheilung sind aber die kalkigen Formen verhältnissmässig schwach vertreten und werden von den sandigen an Bedeutung bedeutend übertroffen, ein Verhältniss, das in keiner jüngeren Ablagerung mehr vorkommt. Damit stimmt auch das Wenige gut überein, was wir über altpaläozoische Foraminiferen wissen; unter der sehr geringen Zahl näher bestimmbarer Formen finden sich *Girvanella (Hyperammina?)*, *Placopsilina* und *Saccammina* als silurische und devonische Vertreter der sandigen Entwicklung.

Noch in einer weiteren Erscheinung finden wir eine Bestätigung der Ansicht, dass die kalkigen Foraminiferen sich aus den sandigen Formen entwickelt haben. Es wurde schon erwähnt, dass vielfach in beiden Abtheilungen Parallelformen auftreten, die in ihrer ganzen Gestalt grosse Aehnlichkeit miteinander zeigen; bei näherer Betrachtung fällt aber, wenigstens bei einer Anzahl von Gruppen, der Umstand in hohem Grade auf, dass die Differencirung und Selbstständigkeit der verschiedenen Typen innerhalb der sandigen Reihe eine sehr viel geringere ist als in der kalkigen. Es zeigt sich das besonders klar, wenn man die Arten der Gattungen *Thurammina* und *Haplophragmium*, in etwas geringerem, aber immer noch sehr deutlichem Maasse, wenn man diejenigen von *Rheophax* ins Auge fasst und sie mit den kalkigen Globigerinen, Rotalien, Nonioninen, Marginulinen, Nodosarien u. s. w. vergleicht. Wenn wir auch in beiden Abtheilungen dieselben Typen verfolgen können, so treten doch bei den kalkigen Formen die Merkmale viel deutlicher und reiner hervor; wenn auch Uebergänge vorhanden sind, so verschwimmen doch die einzelnen Typen nicht in so vollständiger Weise als bei den sandigen, und die Mannigfaltigkeit ist viel grösser als bei diesen. Es spricht das dafür, dass die kalkigen Formen in der That sich aus den kieseligen entwickelt haben, unter Verhältnissen, auf die wir später noch zurückkommen werden.

Porosität der Schale.

Neben der Zusammensetzung der Schale wird das Vorhandensein oder Fehlen von Poren in derselben als ein Merkmal ersten Ranges angesehen und auf dieses meist der grösste Werth unter allen Kennzeichen gelegt. Die Bedeutung dieser Poren ist bekannt; sie dienen zum Durchtritt für die Sarkodefäden

der Pseudopodien, sie vermitteln die Verbindung des Schaleninnern mit der Aussenwelt, ja bei manchen Foraminiferen ist dies sogar die einzige Verbindung, und es ist neben den Poren gar keine eigentliche Mündung des Gehäuses vorhanden.

Man trennt häufig nach diesem Merkmale die ganze Menge der schalentragenden oder nur die kalkschaligen Foraminiferen in zwei grosse Gruppen, die Perforaten mit Poren und die Imperforaten ohne Poren; allein auch diese Anordnung trifft auf grosse Schwierigkeiten und kann, wie wir sehen werden, nicht als eine natürliche betrachtet werden. In erster Linie gilt das für die sandschaligen oder agglutinirenden Formen, aber auch bei den kalkschaligen entspricht diese Gruppirung nicht den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen; in manchen Familien allerdings, z. B. bei den Nodosariden (Lageniden), Rotaliden, Globigeriniden u. s. w., kommen nur poröse Gehäuse vor, aber in anderen Fällen reisst man bei der Eintheilung nach den Poren verwandte Formen auseinander, wie *Cornuspira* und *Spirillina,* oder *Fusulina* und *Fusulinella,* und wir können uns daher nur vollständig der Ansicht von Carter und Steinmann anschliessen, welche diese Auffassung verwerfen. Wir sind um so mehr berechtigt, dies zu thun, als die sandschaligen Typen uns noch eine ganze Menge von Beispielen des Ueberganges von der porösen zur compacten Schalenbeschaffenheit liefern.

Auf den ersten Blick sollte man allerdings einen sehr nahen Zusammenhang und das Vorhandensein vielfacher Uebergänge für wenig wahrscheinlich halten. Man sollte glauben, dass es für die ganze Lebens- und Ernährungsweise, für alle physiologischen Vorgänge einen tief einschneidenden Unterschied der schwerwiegendsten Art bilde, ob das Thier nur durch eine einzige Mündung mit der Aussenwelt in Verbindung steht, oder ob die Pseudopodien durch eine zahllose Menge über die ganze Gehäuseoberfläche verbreiteter Poren hindurchtreten. Es wäre daher zu erwarten, dass Abweichungen von so bedeutsamer Art sich auch als sehr beständig erweisen und alle Angehörigen einer Gruppe oder Familie in dieser Hinsicht gleiche oder sehr ähnliche Beschaffenheit zeigen; in Wirklichkeit ist das aber nicht der Fall; es kommen stellenweise innerhalb einer und derselben Gattung poröse, kalkige und nicht poröse, sandige Arten vor, oder eine Form ist in der Jugend porös und verliert im Alter die Poren, ja es kommt vor, dass an einer einzelnen Schale Stellen von beiderlei Beschaffenheit ziemlich regellos wechseln und bei Individuen derselben Art ungleichmässige Ausbildung in dieser Beziehung herrscht.

Allerdings ist das nicht in der Weise der Fall, dass poröse und nicht poröse Kalkschalen durch unmittelbare Uebergänge verbunden wären, sondern das Verhältniss ist dabei immer ein derartiges, dass mit dem Eintritte sandiger Elemente in den Schalenbau die Poren zurücktreten. Allein auch darin ist keine so weitgehende Beständigkeit vorhanden, dass alle sandigen Schalen der Poren

entbehren, sondern auch unter diesen letzteren gibt es Vertreter mit durchbohrten Wandungen.

Sandschalige und kalkschalige Typen.

Die Uebergänge, welche auftreten, sind so eigenthümlicher und mannigfacher Art, dass wir uns mit einigen bezeichnenden Beispielen bekannt machen müssen, um die Bedeutung des ganzen Vorganges zu verstehen. In der Familie der Milioliden, welche durch porenlose Kalkschale ausgezeichnet sind, finden sich vereinzelte Formen, bei welchen in die Aussenseite des Gehäuses Sandkörner aufgenommen werden; bei anderen wird die Menge derselben grösser, aber es bleibt wenigstens auf der Innenseite immer noch ein dünner Beleg von Kalk; weiter gibt es Formen, bei welchen jede Spur von Kalk verschwunden ist, bei denen das ganze Gehäuse rein sandig ist, diese werden nun aber nach dem heute üblichen, künstlichen System seltsamerweise nicht mehr zu den Milioliden gestellt, sondern man bringt sie bei den durchwegs agglutinirenden Lituoliden unter und bezeichnet sie hier als den Milioliden isomorphe Formen. Ferner ist bei den Milioliden brackischer Gewässer der Mineralbestand des Gehäuses stark vermindert und dieses zeigt chitinöse oder chitinös-sandige Bildung, während sie in der Tiefsee oft nur einen dünnen Ueberzug von reiner Kieselsäure besitzen.[1])

Verwandte Verhältnisse finden wir bei den Textilarien, bei welchen zwei oder drei Reihen von Kammern ineinandergreifen; hier finden wir sowohl kalkig-poröse als sandige Formen; die kleineren Arten haben in der Regel dünnes, glasglänzendes, kalkiges Gehäuse mit deutlichen, regelmässig ausgebildeten Poren; andere, durchschnittlich etwas grösser an Wuchs, haben weit festere und dichtere, nicht glasglänzende Schalen, an welchen die Porencanäle weniger deutlich hervortreten; die grossen Typen aber haben sandige Schale von sehr mannigfaltigem Baue. Ein häufig auftretender Fall besteht darin, dass eine poröse, kalkige Schalenlage äusserlich mit einer dickeren oder dünneren Sandkruste überzogen ist, welche bald durch kieseliges, bald durch kalkiges Bindemittel verkittet ist, oder es treten auch beide Arten von Bindemitteln in einem und demselben Gehäuse auf. Dabei durchsetzen die Poren in der Regel die sandige Kruste, aber das ist nicht immer auf dem ganzen Gehäuse der Fall, sondern oft nur auf einem Theile desselben, und die Zahl derselben ist eine ziemlich geringe; manchmal aber sind keine Poren vorhanden, man nimmt dann in der Regel an, dass sie ursprünglich vorhanden, aber verklebt seien. Endlich aber kommen auch Formen vor, bei denen keine Spur von kalkigem Beleg im Innern oder von Poren vorhanden ist. Man könnte diese letzteren als Parallelformen der Textilariden abspalten und den Lituoliden anreihen, aber

[1]) Brady, Challenger-Bericht, S. 131.

die Menge der Uebergänge ist hier eine so ausserordentlich grosse, dass man sich zu einem solchen Vorgange in der Regel nicht entschliesst.

Etwas weniger eng sind die Beziehungen, welche eine weitere Familie der Foraminiferen mit poröser Kalkschale, die Lageniden oder Nodosariden, an die kieselschaligen Formen knüpfen; trotzdem kann auch hier kein Zweifel vorherrschen, ja die Verhältnisse gestalten sich gerade hier ausserordentlich lehrreich. Die Lageniden sind in der Jetztzeit und in den jüngeren geologischen Ablagerungen mit undurchbohrten, kieselig-sandigen Formen nicht durch vollständige Uebergänge in Beziehung, obwohl ausgezeichnete agglutinirende Paralleltypen auch in der Jetztzeit noch in den Gattungen *Rheophax, Haplophragmium*, *Haplostiche* existiren (Fig. 16). Allein in früheren Zeiten war das anders, in der Kohlenformation finden wir die Gattung *Nodosinella,* welche in jenen alten Ablagerungen eben dieselbe Veränderlichkeit des Schalenbaues zeigt, wie wir sie oben an den Bindegliedern zwischen kieseligen und kalkigen Textulariden kennen gelernt haben. Damals waren die kalkigen Lageniden noch mit ihren kieseligen Parallelformen durch Uebergänge verbunden, erst später trat eine Scheidung und Differencirung in zwei scharf getrennte Gruppen ein, und wir werden daher mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass auch in manchen anderen Fällen, in welchen zwischen sandigen und kalkigen Parallelformen noch keine vollständigen Uebergänge bekannt sind, die Sache sich ebenso verhält.

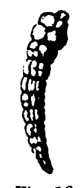


Fig. 16. *Rheophax (Haplostiche).*

Die agglutinirenden Foraminiferen.

Wenn wir die verwandtschaftlichen Beziehungen der Foraminiferen in der angegebenen Weise auffassen, so werden sich natürlich auch in der systematischen Anordnung sehr wesentliche Aenderungen ergeben, und wenn es auch nicht im Plane dieses Werkes liegt, auf irgend welche Einzelheiten in dieser Beziehung einzugehen, so müssen wir doch die leitenden Hauptzüge kennen lernen.

Die ursprünglichsten Typen sind, wie schon früher erwähnt, die Astrorhiziden; es sind das meist einkammerige, selten mehrkammerige Formen von unregelmässiger Gestalt, deren Gehäuse ausnahmslos aus fremden Körpern zusammengeklebt ist; manche verbinden Schlamm und Sand nur ganz lose miteinander, andere verkitten Sand, oft auch Nadeln von Kieselschwämmen sehr fest durch ein bisweilen kalkiges Cement. Eigentliche Poren in den Schalen finden sich nicht, wohl aber sind die einzelnen Körner, aus denen dieselben aufgebaut sind, in einer Weise aneinandergefügt, dass Lücken zwischen den einzelnen Sandkörnern bleiben, ja manchen Astrorhiziden genügen diese Lücken zur Herstellung einer Verbindung mit der Aussenwelt vollständig, und sie besitzen deshalb keine eigentliche Mündung, genau wie das bei manchen stark

porösen Kalkschalern, z. B. bei *Orbulina,* der Fall ist. Wir sehen also in diesen Formen den Ausgangspunkt gegeben, von dem aus sich durch die regelmässiger gebildeten Sandschaler hindurch einerseits die porösen, andererseits die porenlosen Kalkschaler entwickeln konnten, und in der That sind auch diese Astrorhiziden mit den einfachsten Sandschalern aus jenen Abtheilungen verbunden, welche Parallelformen zu den kalkigen Foraminiferen darstellen. Es gilt das namentlich von der Gattung *Rheophax,* deren Abgrenzung gegen manche Astrorhiziden eine sehr unbestimmte ist.

Die äussere Form der Astrorhiziden ist überaus wechselnd, häufig röhrenförmig, bisweilen verästelt oder sternförmig, nicht selten auch kugelig (Fig. 17). Eine eigentliche Kammerung fehlt den meisten, häufig ist dieselbe durch Einschnürungen angedeutet, wo wirkliche Kammerung vorhanden ist, bleibt wenigstens die äussere Gestalt ziemlich unregelmässig. Lange Zeit hindurch waren diese Formen trotz ihrer oft ziemlich bedeutenden Grösse der Aufmerksamkeit der Zoologen und Paläontologen entgangen, oder wenigstens ihre Bedeutung als selbstständige Gruppe nicht gewürdigt worden, bis bei der Untersuchung der grösseren Meerestiefen grosse Mengen derselben gefunden und namentlich von Brady beschrieben wurden. Seitdem die Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand gelenkt ist, hat man auch in älteren Ablagerungen mehrfach Fossilreste solcher Thiere nachgewiesen, namentlich im Silur, im Kohlenkalke und im oberen Jura, aber es ist kein Zweifel, dass man sie auch sonst in grosser Verbreitung auffinden wird, wenn man die kleinen Versteinerungen der verschiedenen Formationen eingehender auf deren Vorkommen prüft.

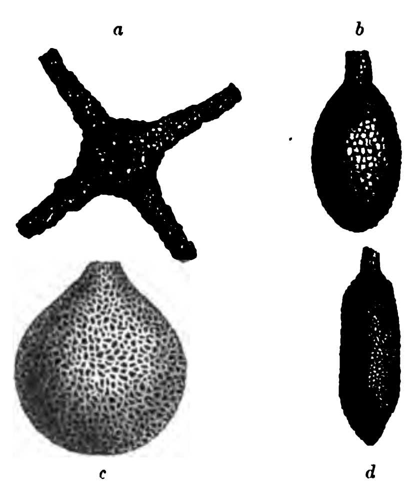


Fig. 17. *a Rhabdammina abyssorum. b Rheophax difflugiformis. c Saccammina sphaerica. d Astrorhiza granulosa.* Vergrössert, nach Brady. *a* ein echter Astrorhizide; *b, c, d* Uebergänge zu den Lituoliden.

Unter diesen Astrorhiziden, namentlich unter den Gattungen *Saccamina, Pelosina, Astrorhiza* und *Sorosphaera* treten Arten auf, welche etwas regelmässigere Bildung zeigen und uns zu einer zweiten grossen Gruppe von Foraminiferen hinüberführen, zu den Typen mit sandiger Schale, mit regelmässiger Gestalt und bei den vielkammerigen Typen mit gesetzmässiger Anordnung der Kammern; die Regelmässigkeit im Baue der Schalen tritt nur da zurück, wo eine Anheftung an fremde Körper stattfindet; die Scheidung der Kammern ist manchmal eine ziemlich unvollkommene, wodurch die nahe Beziehung zu den Astrorhiziden bekundet wird.

In dem Systeme von Reuss werden alle oder fast alle regelmässiger gestalteten Foraminiferen mit sandiger Schale in der Gruppe der *Arenacea* zusammengefasst, während Carpenter ohneweiters die sandigen Formen neben den kalkigen in den beiden Gruppen der porösen und der porenlosen Typen eintheilt und somit dieselben auseinanderreisst. Brady's neue Eintheilung schlägt hier einen Mittelweg ein, indem sie die Hauptmasse der regelmässigen sandigen Formen als Lituoliden zusammenfasst, einen Theil aber, bei welchem die Uebergänge zu den porös-kalkigen Formen der Textilariden besonders klar hervortritt, bei dieser letzteren Familie unterbringt.

Man hat vielfach die Frage erörtert, welche Art der Eintheilung den Vorzug verdient, und die Mehrzahl der neueren Arbeiten folgen der zuerst von Carpenter eingeschlagenen Richtung. Man hat der Anordnung von Reuss den Vorwurf gemacht, dass sie die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse nicht berücksichtigt und offenbar nahe verwandte Glieder einer Reihe willkürlich auseinanderreisst, nach dem einzelnen Merkmale der Schalenzusammensetzung, und dieser Einwand ist durchaus berechtigt, aber mit genau demselben Rechte wird man an der entgegengesetzten Auffassung tadeln müssen, dass sie die sandigen Textilarien von den mit ihnen im allerinnigsten Zusammenhang stehenden Lituoliden trennt, mit welchen sie durch ausgezeichnete Uebergänge verbunden sind. Man wird z. B. umsonst fragen, was denn für ein irgend nennenswerthes Merkmal etwa *Haplophragmium anceps*[1]) von den Textilarien trennt, oder wenn man dieses zu den Textilarien hinüberschieben wollte, so finden sich neue Bindeglieder, welche die Entfernung der fraglichen Art von den Lituoliden als unzulässig erscheinen lassen. Ebenso erscheint es wenig folgerichtig, nicht auch die gestreckten Lituoliden der Gattungen *Rheophax* und *Haplostiche* zu den porösen Lageniden zu stellen, mit denen sie durch die Gattung *Nodosinella* aufs Innigste verknüpft sind.

Es sind das übrigens nicht etwa specielle Fehler dieser oder jener Methode der Eintheilung, sondern es sind die nothwendigen Folgen jedes Versuches, ein vollständig zusammenhängendes Formengebiet in systematische Kategorien zu zerspalten; immer wird man auf diesem Wege natürlich verwandte Formen auseinanderreissen müssen, und doch drängt das praktische Bedürfniss den Systematiker immer und immer wieder zu solchen unentbehrlichen Classificationen.

Wir verfolgen hier nicht weiter die grössere oder geringere Berechtigung der einen oder der anderen Auffassung; uns genügt zu wissen, dass die sehr grosse Mehrzahl der regelmässig gebauten sandigen Foraminiferen ein vollständig zusammenhängendes Gebiet darstellt, dessen Angehörige in inniger

---

[1]) Vergl. Abbildung und Beschreibung dieser Form in Brady's Challenger-Bericht, S. 313, Taf. XXXV, Fig. 12—15.

natürlicher Verwandtschaft zu einander stehen und durch Uebergänge unter einander verbunden sind. Wir finden unter ihnen, wie bei einer früheren Gelegenheit erwähnt wurde, fast alle die Gestalten, welche bei den kalkigen Foraminiferen vorkommen, schon vertreten, wenn auch die meisten derselben weniger extrem und mannigfaltig ausgebildet, und Gruppen, die wir bei den Kalkschalern aufs Schärfste getrennt oder nur durch sehr spärliche Zwischenglieder verknüpft sehen, hier aufs Vollständigste ineinander verlaufen, so dass wir z. B. die Parallelformen für so verschiedene kalkige Gattungen wie *Globigerina*, *Sphaeroidina, Rotalia, Nonionina, Marginulina* und *Cristellaria* in der einen sandigen Gattung *Haplophragmium* vereinigt finden, ohne dass dies als ein Missverhältniss bezeichnet werden könnte.

Wir können hier nicht auf eine eingehende Schilderung der einzelnen Gattungen agglutinirender Foraminiferen mit regelmässig gebildeter Schale eingehen, ein Unternehmen, das um so weniger von Werth wäre, als sich die Eintheilung und Systematik dieser Formen in einem ziemlich chaotischen Zustande befindet und vielfach nach ganz unrichtigen Grundsätzen gehandhabt wird. Das ist z. B. der Fall, wenn als ein Hauptmerkmal für die Gruppirung die grössere oder geringere Menge und das gröbere oder feinere Korn des Sandes gilt, aus dem die Schalen aufgebaut sind, während die äussere Form sehr wenig berücksichtigt wird. So werden einander sehr ähnliche Typen, wie gewisse Formen von *Rheophax* und *Nodosinella,* oder von *Endothyra* und *Haplophragmium*, in ganz verschiedene Abtheilungen gestellt, je nachdem die Vorkommnisse mehr oder weniger Sand enthalten, obwohl man weiss, dass die Beschaffenheit des Meeresbodens und des Wassers in diesem Punkte selbst individuelle Verschiedenheiten innerhalb einer und derselben Art hervorrufen. Ueberdies sind die genannten Merkmale innerhalb der Abänderungsrichtung beim Uebergange von der agglutinirenden zur kalkigen Schale gelegen, und so kann es nicht fehlen, dass auf diesem Wege ganz unbefriedigende Ergebnisse zu Tage kommen; es macht sich das nicht nur in der eben erwähnten Weise geltend, dass verwandte Formen auseinandergerissen werden, sondern man findet auch in manchen der üblichen Gattungen Dinge vereinigt, die ausser Menge und Korn des Sandes kaum mehr irgend etwas miteinander gemein haben, wie das namentlich bei der monströsen Gattung *Trochammina* der Fall ist.

Einige Angaben über die Art und Weise, in welcher die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Formen aufzufassen sind, finden sich auf den folgenden Seiten und auf der Tabelle, welche die Beziehungen der einzelnen Foraminiferengruppen zu einander darstellt; hier mag nur ein flüchtiger Blick auf die Formenmenge der Sandschaler mit regelmässig geformter Schale geworfen werden. Eine grosse Anzahl derselben hat zeitlebens oder in der Jugend zwei- bis dreizeilig angeordnete Kammern, wie wir sie in den Gattungen *Textilaria (Plecanium), Gaudryina, Valvulina, Verneuilina, Clavulina, Climacammina*

u. s. w. vereinigt finden; diese Typen werden mit den isomorphen Kalkschalern zu einer Familie der Textilariden vereinigt.

Die übrigen Foraminiferen mit regelmässig gestalteter agglutinirender Schale werden meist zu einer grossen Familie der Lituoliden zusammengezogen, die allerdings kaum scharf zu definiren ist und mit den sandigen Textilariden durch vollständige Uebergänge zusammenhängt. Im Allgemeinen kann man sagen, dass zu den Lituoliden alle regelmässig gestalteten oder nur durch Festwachsung verzerrten Sandschaler gezählt werden, welche nicht nach Textilaridentypus zwei- oder mehrreihig angeordnete Kammern zeigen. Zu den wichtigsten Vertretern gehören *Haplophragmium,* die meisten spiralig aufgerollten grobsandigen Formen umfassend, während gestreckte oder gebogene Typen von derselben Zusammensetzung als *Rheophax* (*Haplostiche* u. s. w.) bezeichnet werden. Schwächer sandige Formen der mannigfaltigsten Art hat man als *Trochammina* bezeichnet u. s. w.

Für uns bilden die regelmässiger geformten und gekammerten Sandschalen nicht eine einheitliche Formenreihe, nicht eine natürlich begrenzte Gruppe, sie stellen nur ein Entwicklungsstadium dar, welches zahlreiche Formenreihen auf dem Wege zu höherer Ausbildung durchlaufen, während andere auf demselben zurückbleiben oder auf eine Stufe gelangen, auf welcher ein Schwanken zwischen kalkiger und sandiger Bildung stattfindet. Keineswegs ist es der Fall, dass mit dem Auftreten der kalkigen Formen deren sandige Vorläufer verschwinden, sondern beide erhalten sich nebeneinander, und so finden wir in der Jetztwelt noch die Parallelformen von verschiedener Schalenzusammensetzung nebeneinander, ja für manche Gattungen, wie *Globigerina* und *Allomorphina*, kennen wir isomorphe Sandgehäuse nur in der Jetztwelt, was allerdings deren Existenz in der Vorzeit nicht ausschliesst.

Cornuspiridentypus.

Wie schon früher erwähnt, sind die einzelnen Typen unter den sandschaligen Foraminiferen noch nicht scharf geschieden, aber wir können doch einige Hauptreihen unterscheiden, welche sich dann auch in der grossen Abtheilung der Kalkschaler weiter verfolgen lassen und die Stammgruppen für diese bilden.

Eine erste Reihe dieser Art bildet der Cornuspiridentypus, welcher innerhalb der sandigen Entwicklungsstufe durch die Gattungen *Ammodiscus, Agathammina* und *Silicina* vertreten ist. Die Gattung *Ammodiscus* umfasst Formen mit regelmässig spiraler, in einer Ebene aufgerollter Schale, welche aus vielen Windungen besteht, aber ungekammert ist und in ihrer ganzen Erscheinung, abgesehen von der sandigen Zusammensetzung, in keiner Weise von den kalkigen Sippen *Cornuspira* und *Spirillina* zu unterscheiden ist. Zu dieser Gattung gesellt sich, durch Uebergänge mit ihr verbunden, schon im Kohlen-

kalke *Agathammina* (Fig. 18), welche unvollkommene Kammerung und unregelmässig knäuelförmige Aufwickelung um eine Axe nach dem Miliolidentypus zeigt.[1])

An diese agglutinirenden Formen schliessen sich nun kalkschalige an, welche, abgesehen von der Zusammensetzung der Schale, gar keinen Unterschied erkennen lassen, und da, wie oben erwähnt, in dem eben genannten Merkmale die vollständigsten Uebergänge vorkommen, so kann an dem unmittelbaren Zusammenhange nicht gezweifelt werden.



Fig. 18. *Agathammina milioloides* aus englischem Perm. Vergrössert, nach Brady.

Es ist jedoch keine einheitliche Reihe, welche sich entwickelt, sondern es nehmen von den sandigen Cornuspiriden zwei ganz verschiedene Linien ihren Ursprung, deren eine durch poröse, die andere durch compacte Kalkschale ausgezeichnet ist; die porösen Formen fassen wir unter dem Namen der Spirilliniden zusammen, nach der Gattung *Spirillina,* welche mit *Ammodiscus,* abgesehen von der Schalenzusammensetzung, in allen Punkten in der vollkommensten Weise übereinstimmt. Diese Familie ist jedoch von ziemlich geringer Bedeutung, indem sie ausser *Spirillina,* die vom Kohlenkalke bis heute vorkommt, nur die zwei sehr seltenen und, wie es scheint, auf den Lias beschränkten Gattungen *Involutina* und *Problematina* umfasst.

Von ungleich grösserer Wichtigkeit sind die mit compacter Kalkschale versehenen Formen, welche sich hier anschliessen. Wir haben zunächst die Gattung *Cornuspira,* welche sich von *Ammodiscus* und *Spirillina* nur durch das undurchbohrte Kalkgehäuse unterscheidet; diese Gattung *Cornuspira* bildet den Ausgangspunkt, von welchem eine bedeutende Anzahl anderer Typen sich entwickelt, deren Zusammenhang namentlich durch die Untersuchungen von Carpenter und Steinmann klargelegt worden ist; es schliessen sich Formen an, welche ihre innige Verwandtschaft mit der genannten Gattung dadurch bekunden, dass die Schale mit einer ganz einfachen, nicht abgetheilten Spirale beginnt und erst in einem ziemlich fortgeschrittenen Wachsthumsstadium eine Kammerung anfängt. Diese Entwicklung finden wir z. B. bei den Gattungen *Planispirina, Nummoloculina* und *Ophthalmidium* (Fig. 19), deren ziemlich spät eintretende Kammerung uns zu den Foramini-



Fig. 19. *Ophthalmidium.* Vergrössert, nach Brady. Recent.

[1]) Vergl. Neumayr, Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1887, Bd. XCV, Abth. I, S. 171.

ferenformen hinüberführt, welche man als die Familie der Milioliden zusammenzufassen pflegt.[1])

Bei den typischen Milioliden, deren verschiedene Formen, wie *Spiroloculina, Biloculina, Triloculina, Quinqueloculina* man oft in eine Gattung *Miliola* zusammenfasst, ist ebenfalls wie bei *Cornuspira* eine Aufrollung vorhanden, diese erleidet aber eine eigenthümliche Abänderung, indem die Röhre in Kammern zerfällt, deren jede genau einen halben Umgang einnimmt. Dabei verzerrt und verlängert sich die Spirale nach einer Richtung hin, nämlich im Sinne jener Axe, welche die Enden der einen halben Umgang betragenden Kammern miteinander verbindet. Um diese Axe legen sich nun die Kammern, bald in einer Ebene *(Spiroloculina, Biloculina)*, bald in drei oder fünf Ebenen *(Triloculina, Quinqueloculina*, Fig. 20), in einer Anordnung, welche an die Fäden eines Knäuels erinnert.



Fig. 20. *Quinqueloculina*. Vergrössert.

Im Allgemeinen leben die Miliolen nicht in den grossen Meerestiefen, sondern sie kommen vorwiegend in seichtem Wasser vor und erreichen den Höhepunkt ihrer Entwicklung im Tertiär. Namentlich in dem mitteleocänen Grobkalk des Pariser Beckens spielen dieselben eine ganz hervorragende Rolle, und manche Lagen, namentlich der als Hauptbaustein von Paris verwendete »Miliolidenkalk«, bestehen vorwiegend aus ihren Gehäusen. Die ersten kalkigen Milioliden, die wir mit Sicherheit kennen, stammen aus der Triasformation, während *Cornuspira* nach Schwager schon in der Permformation auftritt und einige Anzeichen für deren Vorkommen in der Kohlenformation vorhanden sind.

---

[1]) Die porzellanschaligen Formen des Cornuspiridentypus lassen sich am besten folgendermassen eintheilen: I. Cornuspiriden *(Cornuspira)*. II. Milioliden *(Ophthalmidium. Planispirina, Spiroloculina, Biloculina, Quinqueloculina, Nubecularia, Fabularia)*. III. Peneropliden *(Hauerina, Articulina, Vertebralina, Peneroplis, Orbiculina, Orbitolites)*. — Die Familie der Haueriniden, die man bisweilen unterscheidet und in welche man *Ophthalmidium, Planispirina, Hauerina, Articulina* und *Vertebralina* stellt, hat keine Existenzberechtigung. Die beiden erstgenannten Gattungen vermitteln zwischen den Cornuspiriden und den Milioliden, die drei letztgenannten zwischen Milioliden und Peneropliden. — Von den Milioliden scheiden Munier-Chalmas und Schlumberger (Note sur les Miliolidées trematophorées; Bull. soc. géol. de France, 1885, vol. XIII, pag. 273) eine Familie der Trematophoren aus, bei deren Angehörigen die Mündung durch Verschmelzung feiner Querbälkchen wie durch ein Sieb verschlossen erscheint: auf der Innenwand der Kammern ist ein dicker, häufig längsgestreifter Kalkbeleg. Hieher werden die neuen Gattungen *Pentellina, Idalina, Periloculina. Lacazina*, sowie die agglutinirende *Schlumbergerina* gestellt. Die bekannteste Art ist *Quinqueloculina (Pentellina) saxorum*. Hauptverbreitung der trematophoren Milioliden ist in der oberen Kreide und im Eocän, doch kommen einige Arten auch lebend vor. Ob die von Munier-Chalmas und Schlumberger durch ihre interessanten Beobachtungen nachgewiesenen Merkmale der Trematophoren wirklich den ihnen zugeschriebenen Werth besitzen und die Aufstellung einer Familie berechtigt ist, werden erst weitere Untersuchungen zeigen müssen; ein wesentlicher Unterschied gegen *Fabularia* scheint nicht vorhanden.

Die Gattungen *Vertebralina, Hauerina* und *Articulina,* bei welchen in der Regel an die miliolidenartig gewundene Spirale sich noch eine oder die andere Kammer in gerader Linie ausgestreckt anschliesst, führen von den Milioliden zu höher entwickelten Formen, zunächst zu *Peneroplis* (Fig. 21) hinüber, einem überaus vielgestaltigen Typus, von welchem manche Vertreter sich noch ziemlich eng an die eben genannten Gattungen anschliessen, während der normale Typus in der Jugend eine sehr flache Spirale darstellt, an welche sich im Alter ein kurzer, sehr breiter, gestreckter Schaft anschliesst. Das ganze Gehäuse ist in eine grosse Zahl sehr niedriger Kammern getheilt, von denen die letzte durch eine Reihe porenförmiger Durchbohrungen oder durch einen verzweigten Schlitz *(Dendritina)* sich nach aussen öffnet; die Kammern des Schaftes sind gebogen und schmiegen sich in ihrem Verlaufe der äussersten Windung der Spiralenschale an.

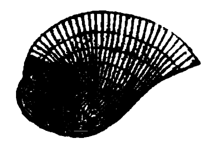


Fig. 21. *Peneroplis.* Vergrössert.

Diese Gestaltung von *Peneroplis* ist die verbreitetste, sie ist aber auch vom zoologischen Standpunkte aus die wichtigste, weil sie uns das Verständniss für weitere, sehr verwickelte Gebilde eröffnet. Hierher gehört zunächst die im jüngeren Tertiär und in der Jetztzeit verbreitete Gattung *Orbiculina,* welche wie eine typische *Peneroplis* beginnt, dann aber dehnen sich die Kammern, sobald die Schaftbildung anfängt, ausserordentlich in die Breite aus, so dass jede derselben einen vollständigen Ring um den spiralen Theil der Schale bildet; ausserdem ist noch eine Abweichung von *Peneroplis* insoferne vorhanden, als die einzelnen Kammern durch Querwände in eine grosse Zahl kleiner Zellen zertheilt werden.

Die höchste Ausbildung der ganzen Gruppe endlich lernen wir bei *Orbitolites* kennen; hier ist eine grosse »Primordialzelle« in der Mitte vorhanden, welche von zwei Umhüllungszellen eingeschlossen wird, und um diese legen sich dann zahlreiche concentrische Ringe kleiner Zellen, die durch punktförmige Oeffnungen an den Seiten miteinander in Verbindung stehen (Untergattung *Sorites)*; zu dieser einen Zellschicht gesellen sich oft noch oben und unten eine oder mehrere Schichten von kleinen Deckzellen, welche ebenfalls in Ringen angeordnet sind, so dass der Bau ein sehr verwickelter wird *(Orbitolites)*.

Nach dem, was gesagt wurde, müssen wir diese hochorganisirten Formen als die Nachkommen von *Cornuspira* und von einer Miliolidenform betrachten, aber allerdings lässt sich bei *Peneroplis, Orbiculina* und *Orbitolites* in der Regel in der Form der Anfangskammern kein Anklang mehr an diese älteren Stadien der Stammesgeschichte erkennen. Von um so grösserem Interesse ist es, dass wenigstens vereinzelt bei einer der höchstorganisirten Arten, einem Angehörigen der Gattung *Orbitolites* sich eine Abweichung von der gewöhnlichen Bildung der ersten Kammern einstellt und in der That ein *Cornuspira*- und ein *Miliola*-Stadium sichtbar wird. Den Nachweis hiefür hat in neuerer Zeit

Carpenter[1]) an dem im nordatlantischen Ocean und im Mittelmeer vorkommenden *Orbitolites tenuissimus* (Fig. 22) geführt, bei welchem zuerst eine ungekammerte *Cornuspira*-Röhre auftritt, dann folgt die für die Miliolen bezeichnende Knickung der Windungen, nun streckt sich die Spirale nach *Peneroplis*-Art, um endlich in die normale Orbitolitenbildung überzugehen.



Fig. 22. *Orbitolites tenuissimus*. Recent. Vergrössert, nach Brady.

So trefflich diese allmälige Entwicklung von der einfachsten *Cornuspira*-Form durch *Ophthalmidium, Miliola, Peneroplis* bis zu *Orbiculina* und *Orbitolites* sich morphologisch verfolgen lässt, so bietet doch die geologische Aufeinanderfolge der Typen einige Schwierigkeit. Dieselbe besteht namentlich in der Reihenfolge, in welcher die drei zuletzt genannten Gattungen erscheinen; nach der Stufe der Entwicklung, auf welcher dieselben stehen, sollte man erwarten, dass *Peneroplis* zuerst, dann *Orbiculina* und zuletzt *Orbitolites* auftrete; in Wirklichkeit kommen die ersten Vertreter von *Peneroplis* im Eocän vor, ihnen folgen, ganz wie es zu erwarten war, im jüngeren Tertiär die Orbiculinen, *Orbitolites* aber, der zuletzt erscheinen sollte, zeigt sich vereinzelt schon im Lias und erreicht seine stärkste Entwicklung im Eocän, zu einer Zeit, in welcher eben die ersten *Peneroplis*-Arten erscheinen. Darin liegt also eine sehr starke Unregelmässigkeit, allein wir müssen uns daran erinnern, dass unsere Kenntniss der alten Foraminiferenfaunen noch viel zu unvollständig ist, als dass man annehmen müsste, dass *Peneroplis* und *Orbiculina* wirklich nach *Orbitolites* erschienen seien. Gerade unsere Kenntniss des ersten Auftretens der einzelnen Gattungen hat in neuerer Zeit so unerwartete und überraschende Bereicherung erfahren, dass wir hier auch fernerhin noch Aehnliches erwarten dürfen und in unseren Schlüssen aus der geologischen Verbreitung der einzelnen Gattungen gerade bei diesen kleinen Formen sehr vorsichtig sein müssen.

Während all' die bisher angeführten Foraminiferen mit undurchbohrter Kalkschale eine überaus innig zusammengehörige Reihe bilden, finden wir noch eine Gruppe von Formen, welche ziemlich unvermittelt dasteht und mit den anderen Porzellanschalern nicht in unmittelbarem Zusammenhange ist; es ist das die Gattung *Alveolina* (Fig. 23), eine Sippe kugeliger, elliptischer oder spindelförmiger Schalen, deren zahlreiche Windungen um eine Längsaxe aufgerollt sind; im Innern werden diese Windungen durch Querscheidewände in Kammern eingetheilt, welche ursprünglich selbst wieder durch untergeordnete

[1]) W. B. Carpenter, On an Abyssal type of the genus Orbitolites collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Philosophical Transactions of the Royal Society, vol. CLXXIV. Vergl. auch Brady, Challenger-Bericht, S. 212, Taf. XV, Fig. 6, 7.

Scheidewände in Zellen zerfallen; diese werden nun in der Regel selbst durch Kalkmasse ausgefüllt, so dass nur eine Anzahl von Spiralcanälen im Inneren der Schale offen bleibt. Diese Gattung tritt zuerst in der oberen Kreide auf, sie erreicht dann im Eocän ihre stärkste Entwicklung, kommt aber auch im jüngeren Tertiär und in der Jetztzeit, allerdings selten, vor. Wohl lassen sich auch bei den Alveolinen gewisse Analogien mit den übrigen porzellanschaligen Formen und namentlich mit *Orbiculina* nicht verkennen, aber unmittelbar auf den Typus dieser letzteren zurückführen kann man *Alveolina* doch nicht, wie das von Bütschli sehr richtig hervorgehoben wird.[1])

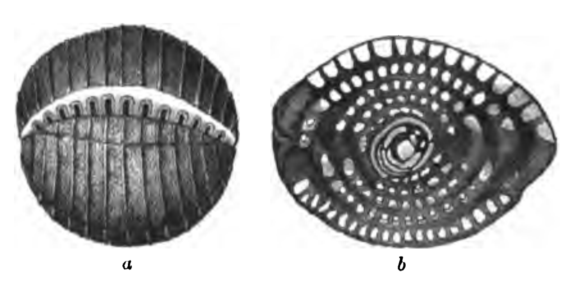


Fig. 23. *Alveolina melo.* Vergrössert, nach Brady. *a* Vollständiges Exemplar. *b* Durchschnitt.

Textilariden.

Einen zweiten Typus, welchen wir unter den sandschaligen Foraminiferen festhalten und unter den kalkschaligen weiter verfolgen können, bilden die Textilariden, welche dadurch ausgezeichnet sind, dass ihre Gehäuse ganz oder wenigstens in der Jugend aus zwei- oder mehrreihig angeordneten Kammern aufgebaut sind; ihre Reste kommen im Kohlenkalke sehr gut entwickelt vor, ja soweit eine Bestimmung so dürftiger Vorkommnisse überhaupt möglich ist, scheinen sie schon unter den Foraminiferensteinkernen vertreten, welche sich in der Umgebung von Petersburg auf der Grenze zwischen cambrischen und silurischen Bildungen finden. Wie schon früher erwähnt, ist unter den Textilariden der Zusammenhang zwischen kalkigen und sandigen, zwischen porösen und compactschaligen Arten ein überaus naher, inniger als in irgend einer anderen Abtheilung der Foraminiferen, und vielfach sieht man sich veranlasst, Formen, die in diesen Merkmalen voneinander abweichen, in eine und dieselbe Gattung einzureihen; die grösseren Arten sind in der Regel sandig und undurchbohrt, die kleineren kalkig und porös, und zwischen diesen beiden Extremen finden sich die mannigfaltigsten Uebergänge nicht nur in älteren Ablagerungen, sondern auch in der heutigen Schöpfung.

Die kleineren, kalkigen Arten dieser Gruppe werden unter dem Namen *Textilaria* im engeren Sinne zusammengefasst, während die grösseren, sandigen

---

[1]) Bütschli in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. I, Protozoen, 2. Aufl., S. 56.

Vertreter den Namen *Plecanium* erhalten haben; andere sind in der Jugend dreireihig und später zweireihig *(Gaudryina)*, während bei einer weit zahlreicheren Gruppe das anfangs zwei- oder dreireihige Gehäuse in der weiteren Entwicklung einreihig wird *(Bigenerina, Sagraina, Clavulina*, vergl. *Clavulina* Fig. 24 c).

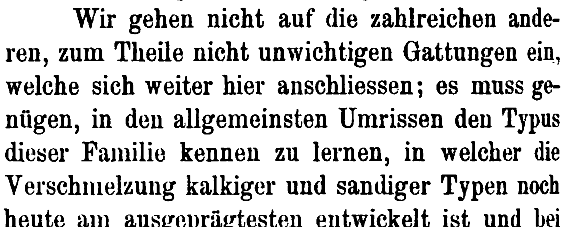


Fig. 24. *a, b Textilaria. c Clavulina.* Vergrössert.

Wir gehen nicht auf die zahlreichen anderen, zum Theile nicht unwichtigen Gattungen ein, welche sich weiter hier anschliessen; es muss genügen, in den allgemeinsten Umrissen den Typus dieser Familie kennen zu lernen, in welcher die Verschmelzung kalkiger und sandiger Typen noch heute am ausgeprägtesten entwickelt ist und bei welcher wir heute noch denjenigen Zustand erhalten sehen, wie er bei *Endothyra* und *Nodosinella* in der paläozoischen Periode während der Kohlenformation herrschend war.

Lituolidentypus. Nodosariden.

Den dritten grossen Haupttypus, den wir bei den regelmässigen, sandschaligen Formen unterscheiden können, stellen, wie erwähnt, die Lituoliden dar, Formen mit einreihig angeordneten Kammern, welche in gerader oder gebogener Linie oder in einer Spirale angeordnet sind; Porosität der Schale kommt, wenigstens bei den geologisch jüngeren Vertretern, nicht vor, und unter diesen ist auch ein unmittelbarer Uebergang zu den kalkigen Formen nicht vorhanden. Dagegen treten gerade in dieser Gruppe die mit kalkigen Gattungen isomorphen Typen in besonders grosser Menge auf, und wir können in den agglutinirenden Gattungen *Rheophax, Haplophragmium* und *Trochammina* die Parallelformen für die kalkigen Nodosarien, Dentalinen, Lagenen, Marginulinen, Cristellarien, Nonioninen, Globigerinen, Rotalien, Pullenien, Allomorphinen u. s. w. verfolgen. Auch die Erscheinung tritt in der allerklarsten Weise hervor, dass die agglutinirenden Formen viel näher untereinander verwandt und viel weniger differencirt sind als ihre kalkigen Parallelformen, ja selbst die ganze Abtheilung der Lituoliden ist von den sandigen Textilariden nicht scharf geschieden, sondern mit dieser durch Uebergänge aufs Engste verbunden.

Diese Erscheinungen gehören, wie schon früher erwähnt, zu denjenigen, welche sehr entschieden für die Abstammung der kalkschaligen Foraminiferen von sandschaligen sprechen, gerade in dem vorliegenden Falle haben wir aber noch andere entscheidende Belege für diese Auffassung; gehen wir nämlich über die Grenzen der känozoischen und mesozoischen Formationen in noch ältere Perioden zurück, so sehen wir, dass im oberen Theile der paläozoischen Ablage-

rungen, in der Perm- und Carbonformation neben den kieseligen Lituoliden und den ihnen ähnlichen kalkschaligen Typen auch die Zwischenformen zwischen beiden vorhanden sind; diese werden in die beiden Gattungen *Endothyra* und *Nodosinella* eingereiht, Sippen, deren Schalenbau längere Zeit hindurch einen Gegenstand des Zweifels bildete, indem Brady dieselben für sandig und undurchbohrt, Möller für kalkig und porös erklärte, bis Schwager den Widerspruch dadurch löste, dass er zeigte,[1]) dass beide Forscher richtig beobachtet haben, dass beiderlei Schalenbildungen vorkommen, und dass Uebergänge zwischen denselben vorhanden sind. Die sandigen Lituoliden standen also in der paläozoischen Zeit zu ihren kalkigen Parallelformen in demselben innigen Verhältnisse, wie es noch jetzt bei den Textilariden vorhanden ist, bei den ersteren aber trat dann eine vollständige Differencirung ein, so dass in mesozoischen und jüngeren Bildungen keine Uebergänge mehr vorhanden sind.

Die beiden Gattungen *Nodosinella* und *Endothyra* bilden die Ausgangspunkte, von welchen wichtige Formenreihen abzweigen; die Nodosinellen sind gerade gestreckte oder einfach leicht gebogene Zellreihen mit endständiger Mündung, die sich von der Lituolidengattung *Rheophax* einerseits, von den echt porös-kalkigen Sippen *Nodosaria* und *Dentalina* andererseits nur durch die Schalenzusammensetzung und Structur unterscheiden und von keiner der beiden Abtheilungen wesentlich abweichen. Wir gelangen dadurch zu der grossen Familie der Nodosariden (Lageniden, Fig. 25),[2]) mit ihren glasglänzenden, feinporösen Schalen, ohne verzweigtes Kanalsystem und Zwischenskelet, mit ausnahmslos endständiger, beziehungsweise bei den spiraligen

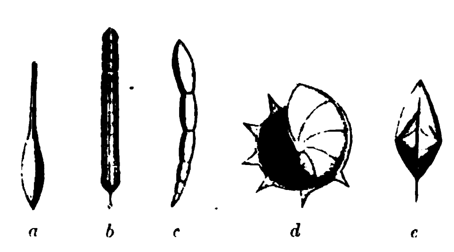


Fig. 25. Verschiedene Nodosariden. a *Lagena*. b *Nodosaria*. c *Dentalina*. d, e *Cristellaria*.

[1]) V. v. Möller, Die spiral gewundenen Foraminiferen des russischen Kohlenkalkes. Mém. Acad. Pétersb., 1878, Ser. VII, vol. XXV, Nr. 9, pag. 89 ff. — V. v. Möller, Die Foraminiferen des russischen Kohlenkalkes. Ebenda, 1879, Ser. VII, vol. XXVII, Nr. 5, pag. 12 ff., 74 ff. — Brady, A Monograph of Carboniferous and Permian Foraminifera. London, Palaeontographical Society, 1876, pag. 90, 102. — Schwager bei Bütschli in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. I, Protozoen, 2. Aufl., S. 244. — Zittel, Paläontologie. Franz. Ausg., S. 75. — Brady hat a. a. O., S. 15, 16, auf die Analogie zwischen *Nodosinella* und *Nodosaria* hingewiesen.

[2]) Man bezeichnet diese Familie in der Regel mit dem Namen der Lageniden, von der Ansicht ausgehend, dass die einkammerige Gattung *Lagena* den ursprünglichsten Typus der ganzen Abtheilung darstellt. Diese Auffassung ist, dem Zusammenhange zwischen *Nodosinella* und *Nodosaria* entsprechend, nicht mehr haltbar, offenbar bildet *Nodosaria* die primitive Form, während *Lagena* als eine Rückbildung aufzufassen ist; demgemäss muss auch der Name in Nodosariden umgeändert werden.

Formen an die Externseite gerückter Mündung und mit einfachen Kammerscheidewänden, indem die Aussenwandung der älteren Kammer gleichzeitig die Innenwand der anstossenden jüngeren Kammer bildet. Die äussere Gestalt ist überaus wechselnd, bald spiral eingerollt, bald gerade gestreckt oder einfach gebogen, aber niemals mit der typisch zweireihigen Anordnung der Textilarien oder dem unsymmetrischen Baue der Rotaliden.

Da die Schalenstructur dieser Formen überaus einfach und gleichförmig ist, so bietet nur die äussere Gestalt Anhaltspunkte zur Unterscheidung von Gattungen und Arten, aber auch in dieser Beziehung herrscht ein sehr hoher Grad von Veränderlichkeit; die Nodosariden bilden in den Foraminiferenthonen und -sanden der mesozoischen und känozoischen Periode das häufigste, aber auch das uninteressanteste Element der Fauna.

Die hauptsächlichsten Formen sind sehr einfach zu kennzeichnen: zu der Gattung *Lagena* werden einzellige Schalen gestellt, bei *Nodosaria* ist eine einfache gerade, bei *Dentalina* eine schwach gebogene Kammerreihe vorhanden, normale Spiralschalen werden zu *Cristellaria* gestellt, während die Uebergangsformen zwischen *Cristellaria* und *Nodosaria,* anfangs spirale, später gestreckte Gehäuse, als *Marginulina* bezeichnet werden. Bei *Frondicularia* sind die geradlinig angeordneten Kammern sehr stark zusammengedrückt und reiten aufeinander, während bei *Polymorphina* und *Uvigerina* eine unregelmässig thurmförmige Spirale auftritt, die unter Umständen sich der Anordnung der Kammern bei manchen Textilariden und namentlich bei *Bulimina* nähert, von denen sich aber jene Gattungen, abgesehen von der Oberflächenbeschaffenheit, in der schärfsten Weise durch die endständige Lage des Mundes unterscheiden. Ausser diesen hervorragendsten Gattungen wird noch eine grosse Anzahl anderer unterschieden, auf die wir hier nicht näher eingehen können.

Die Nodosariden bilden in der Jetztwelt wie im Tertiär und in den mesozoischen Formationen unter den nicht schwimmenden Foraminiferen den andauernd verbreitetsten und häufigsten Typus dar, der nur in vereinzelten Ablagerungen durch andere Gruppen, die Miliolideen, die Nummuliten u. s. w., während kurzer Zeit übertroffen wird. Wann die ältesten Lageniden auftreten, lässt sich noch nicht mit Bestimmtheit angeben; es werden einzelne Vertreter schon aus dem Silur genannt, aber die Exemplare, welche von hier beschrieben wurden, sind Steinkerne, deren Schalenstructur nicht sichtbar und deren Bestimmung daher unmöglich ist;[1]) in neuester Zeit führt Brady zwei Arten der Gattung *Lagena* aus englischem Silur an.[2])

---

[1]) Keeping, On some remains of Plants, Foraminifera and Annelida in the Silurian rocks of Central Wales. Geological Magazine, 1882, vol. IX, pag. 485.

[2]) Brady, Challenger-Bericht, S. 449.

Der Endothyrenstamm.

Wie *Nodosinella* die Nodosariden, so knüpft auch die Gattung *Endothyra* mit ihrer auf der Grenze zwischen poröser und agglutinirender Entwicklung stehenden Schalenbeschaffenheit eine grosse Menge von kalkigen Formen an den sandigen Lituolidenstamm. Auch hier sind die Bindeglieder längst ausgestorben, sie gehören vorwiegend der Kohlenformation an, in den späteren Formationen und in der Jetztzeit ist die Differencirung schon vollständig vollzogen. Die Gruppen, welche sich hier anschliessen, und welche wir als den Endothyridenstamm zusammenfassen, sind durch spiralige Einrollung von bisweilen unregelmässiger Entwicklung und durch die columellare, an die Innenseite gerückte Lage der Mündung ausgezeichnet[1]) und unterscheiden sich dadurch schon äusserlich sehr wesentlich von den spiralig aufgerollten Formen der Nodosariden.



Fig. 26. *Endothyra* aus russischem Kohlenkalk. Vergrössert, nach V. v. Möller.

Endothyra (Fig. 26) ist eine Foraminifere der Kohlenformation mit spiraliger, meist schwach unsymmetrischer Einrollung, mit zahlreichen Kammern, deren spaltförmige Mündung auf der Internseite der letzten Windung, dicht am Rande der vorhergehenden Windung, d. h. columellar gelegen ist. Die Schalenzusammensetzung ist nach den vorliegenden Untersuchungen keine ganz beständige; als Regel gilt, dass die Schale aus zwei Lagen zusammengesetzt ist, von denen die äussere kalkig und porös, die innere aus feinen Kalkkörnern zusammengesetzt und undurchbohrt ist. Daneben aber scheinen auch Exemplare mit ganz unporöser, agglutinirender und solche mit durchaus poröser Beschaffenheit vorzukommen, es herrscht also ein ähnliches Verhältniss, wie wir es oben von *Nodosinella* kennen gelernt haben.

An diese Endothyren der paläozoischen Zeit schliessen sich drei grosse Formengruppen an, deren jede als eine gesonderte Familie betrachtet werden muss, nämlich die Rotaliden, die Polystomelliden (Nonioninen) und die Globigeriniden.

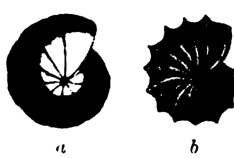


Fig. 27. *a Nonionina*. *b Polystomella*. Vergrössert.

Die Familie der Polystomelliden umfasst nur zwei Gattungen, allerdings beide von grosser Bedeutung, nämlich *Nonionina* und *Polystomella* (Fig. 27), von denen die erstere schon im Kohlenkalk vorkommen soll,[2]) während die zweite nach den Untersuchungen von Uhlig bis in den Jura (Kellowaystufe Russlands) zurückverfolgt werden

[1]) Eine Abweichung findet bei der ganz ausnahmsweise gebildeten Gattung *Orbulina* statt, von welcher unten eingehender die Rede sein soll.

[2]) Nach Brady (Challenger-Bericht, S. 725) erst seit dem Tertiär mit Sicherheit nachgewiesen.

kann. Für uns ist in erster Linie *Nonionina* von Bedeutung wegen der grossen Verschiedenheiten in der Schalenentwicklung, welche sich bei den verschiedenen Arten geltend machen; die äussere Gestalt zeigt den normalen Endothyrentypus mit ganz symmetrischer Einrollung, die Mündung ist columellar, meist schlitzförmig, seltener aus einer Reihe grober Poren bestehend. Die Schale ist fein porös, bei den einfacheren Formen noch ohne Zwischenskelet und ohne Canalsystem oder nur mit Spuren eines solchen, während bei den höher organisirten Typen sich beide Merkmale einstellen. Bei *Polystomella* sind dieselben dann besser ausgebildet; der Nabel der Schale ist hier mit einer massigen Anhäufung von Zwischenskeletsubstanz ausgefüllt, welche von vielen Canälen durchsetzt ist; auch ausserdem ist ein verzweigtes Canalsystem vorhanden, welches zunächst aus zwei über die Externseite weg in Verbindung stehenden Spiralcanälen besteht. Ausserdem sind in den Kammerscheidewänden Canäle vorhanden, die auf der Aussenwandung in sehr charakteristischen, meist dreieckigen Grübchen münden.

Wir gelangen also hier schon zu Formen mit sehr hoch entwickelter Schale, mit ausgezeichnetem Canalsystem und Zwischenskelet. Man hat diesen Merkmalen sehr grossen systematischen Werth beigelegt, und deren Träger werden in manchen Eintheilungen als eine selbstständige Gruppe zusammengefasst. Allerdings ist die Mehrzahl der Forscher von dieser Auffassung zurückgekommen, man vertheilt die Canalträger in verschiedene Familien, aber doch ist das genannte Kennzeichen, namentlich für die Abgrenzung der Familie der Nummulitiden in der gewöhnlichen weiten Fassung, maassgebend. Natürlich muss sich aber die Frage einstellen, ob eine solche Auffassung berechtigt ist, ob auf diese Weise wirklich natürliche Gruppen zusammengefasst werden, oder ob nicht die höchst entwickelten Glieder sehr verschiedener Formenreihen diesen Charakter zeigen. Ist diese letztere Ansicht richtig, dann muss natürlich die Eintheilung nach einem derartigen Merkmale verworfen und der Versuch gemacht werden, die hochorganisirten, mit Canalsystem ausgestatteten Formen an die niedrigen Typen anzuschliessen, aus denen sie hervorgegangen sind. Diesen Weg hat C. Schwager in seinem Versuche einer Eintheilung der Foraminiferen[1]) eingeschlagen und dadurch einen wesentlichen Fortschritt angebahnt. Ohne in allen Einzelnheiten der Auffassung dieses ausgezeichneten Kenners zu folgen, schliessen wir uns der von ihm eingeschlagenen Richtung an, und in der That sehen wir schon in den Polystomelliden einen Stamm, welcher selbstständig zu hoher Entwicklungsstufe gelangt, ohne irgend welche nahe Verwandtschaft zu anderen canaltragenden Foraminiferen zu zeigen. Wir werden diese Fragen weiterhin stets zu berücksichtigen haben.

[1]) Saggio di una classificazione dei Foraminiferi. Bolletino del Comitato geologico, Roma 1876, Nr. 11, 12; 1877, Nr. 1, 2.

Mit den einfachsten Formen der Nonioninen steht die kleine, aber durch ihre massenhafte Verbreitung sehr wichtige Familie der Globigeriniden in naher Verwandtschaft; es schliesst sich zunächst die Gattung *Pullenia* an, ein Typus der mit einer etwas kugelig aufgetriebenen, canallosen *Nonionina* verglichen werden kann, welche nur wenige (3—4) grosse Kammern in einer Windung zählt; bei *Sphaeroidina* sind diese Merkmale noch stärker ausgebildet und die spiralige Anordnung wird undeutlich, unregelmässig und bewegt sich nicht mehr in einer Ebene, und so werden wir zu *Globigerina* (Fig. 28) hinübergeführt, bei welcher die kugeligen Kammern ganz undeutlich spiral oder ganz regellos angehäuft sind und die letzte Kammer auffallend gross ist. Bei all' diesen Formen liegt die Mündung stets columellar. Das letzte Glied der ganzen Reihe endlich bildet *Orbulina,* eine einfache, geschlossene kugelige Kammer ohne Mündung,[1]) welche nach aussen nur durch die Poren der Schale communicirt. Die Gehäuse dieser Gattungen sind grob porös, oft stellen sich daneben noch sehr zahlreiche feine Poren ein, ein verwickeltes Canalsystem oder ein Zwischenskelet dagegen ist nie vorhanden, dieser Typus erhebt sich also nicht zu hoher Entwicklung. Eine Eigenthümlichkeit sehr vieler Globigerinen und Orbulinen stellen die überaus feinen Kalkstacheln dar, welche in grosser Menge die Schale bedecken und den Durchmesser dieser ganz erheblich übertreffen.

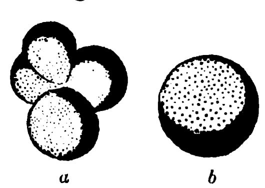


Fig. 28. *a Globigerina. b Orbulina.* Vergrössert.

Dass *Globigerina* und *Orbulina*[2]) sehr nahe miteinander verwandt sind, konnte schon aus der ganz übereinstimmenden Structur und Stachelung, sowie aus der Uebereinstimmung des Orbulinengehäuses mit der letzten Kammer von *Globigerina* geschlossen werden, es tritt aber noch ausserdem ein sehr merkwürdiges Verhältniss auf, welches die Zusammengehörigkeit beider beweist. Man beobachtet nämlich sehr häufig, dass im Innern einer ganz geschlossenen Orbulinenkugel eine kleine *Globigerina* eingekapselt ist, welche sich oft mit ihren feinen Stacheln an die Wand der *Orbulina* anheftet, eine seltsame Erscheinung, die in verschiedener Weise gedeutet worden ist; die Einen nehmen an, dass bei ganz erwachsenen Globigerinen die Endkammer sich vom übrigen Gehäuse loslöst und zur *Orbulina* wird, in deren Innerem sich dann eine neue *Globigerina* bildet; diese letztere würde dann später durch Zerfall der Hülle frei. Andere dagegen sind der Ansicht, dass die Globigerine, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht hat, um die bisherigen Kammern herum eine Orbulinenschale

---

[1]) Ueber die Frage, ob nicht auch Exemplare mit einer Mündung vorkommen, vergl. Brady, Challenger-Bericht, S. 607 ff.

[2]) *Ovulites,* früher als eine mit *Orbulina* verwandte Foraminifere betrachtet, hat sich als zu den Kalkalgen gehörig erwiesen. Ueber die grosse Rolle, welche *Globigerina* und *Orbulina* in den heutigen Meeren spielen, vergl. oben S. 161.

baut, in deren Innerem etwa die kleine Globigerinenschale im Laufe der Zeit resorbirt würde. Welche Auffassung in dieser Beziehung die richtige ist, kann wohl heute ebensowenig entschieden werden als die Frage, ob alle Orbulinen in einem derartigen Verhältnisse zu *Globigerina* stehen, und ob wir demnach nicht mit zwei verschiedenen Gattungen, sondern nur mit verschiedenen Entwicklungszuständen desselben Thieres zu thun haben. Nach den neueren Beobachtungen von Schako werden die Globigerinenschalen im Innern der Orbulinen resorbirt, wenn letztere gross werden. Es hat aber auch den Anschein, dass die Globigerinenschalen im Innern der Orbulinen entstehen und hier nur die Bedeutung einer Brutbildungsstätte der Embryonen haben. Jedenfalls bleibt noch Manches in dieser Richtung zu klären.[1])

Ausser den Globigeriniden und den Polystomelliden schliesst sich als ein dritter, weit formenreicherer Stamm an die Endothyren der paläozoischen Zeit die Familie der Rotaliden (Fig. 29) an, deren hervorragendster Charakter ausser der porösen Schale und der columellaren Mündung namentlich in der charakteristischen Art der Aufrollung gelegen ist.[2]) Die Spirale ist nämlich in der Art unsymmetrisch aufgerollt, dass man von der einen Seite der Schale nur den letzten Umgang sehen kann, während von der anderen Seite alle Windungen sichtbar sind. Diese Anordnung macht sich auch schon bei den paläozoischen Endothyren geltend, ja sie ist bei ihnen häufiger als die rein symmetrische Bildung.



Fig. 29. *Rotalia.* Vergrössert.

Der Rotalidentypus zeigt sowohl in der äusseren Form, als in der Structur mannigfaltige Abwechslung; in den Umrissen und in der Anordnung der Kammern finden sich Abweichungen, indem bisweilen *(Calcarina)* mächtige Vorsprünge von Zwischenskeletsubstanz über den Rand der Scheibe vorragen und dieser sternförmige Gestalt verleihen; bei anderen geht die anfangs spiralige Aufrollung gegen aussen verloren, und die Kammern sind in geschlossenen Kreisen angeordnet (*Planorbulina* zum Theile) oder das Gehäuse nimmt gegen aussen *Globigerina*-ähnliche Gestalt an *(Cymbalopora)*. Die Schale ist oft fein porös, oft von groben Canalporen durchsetzt, bei vielen tritt complicirteres Canalsystem ein, und namentlich bei manchen der höchstorganisirten Formen bestehen die Kammerscheidewände aus zwei Kalklamellen, zwischen

---

[1]) Vergl. namentlich Bütschli in Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. I, 2. Aufl., S. 69. — Schako, Beobachtungen an Foraminiferen. Wiegmann's Archiv. 1883, Bd. XLIX 1, S. 428. — Brady, Challenger-Bericht, S. 607. — Die ältere Literatur namentlich bei Bütschli a. a. O. — Die von C. Schlumberger vorgeschlagene Erklärung (Sur l'Orbulina universa, Comptes-rendus hébd., 1884, vol. XCVIII, pag. 1002) ist nach den Beobachtungen von Schako als ziemlich unmöglich zu betrachten.

[2]) Brady hat die Möglichkeit angedeutet, dass die Rotaliden von *Endothyra* abstammen. Monograph of Carboniferous and Permian Foraminifera. Palaeontogr. Soc., 1876, pag. 16.

welchen verzweigte Canäle verlaufen. Wir finden also in den Rotaliden eine zweite Familie mit sehr hoch organisirter Schale.

Auf die Eintheilung der Familie in Gattungen und auf die Merkmale der letzteren gehen wir hier nicht näher ein, zumal die Begrenzung eine ziemlich schwankende, die Kennzeichen sehr verwickelter Art sind, und noch durchaus nicht über allen Zweifel festgestellt ist, dass die gegenwärtige Anordnung eine naturgemässe ist. Nach dieser stellen die Rotaliden eine Anzahl paralleler, wesentlich durch feinere Structureigenthümlichkeiten charakterisirter Formenreihen dar, innerhalb deren vielfach äusserlich einander ähnliche Parallelglieder, »isomorphe Formen«, auftreten.

Nur einzelne etwas abweichende Typen mögen genannt werden; zunächst die jungtertiäre und recente Gattung *Amphistegina,* die namentlich in den miocänen Leithakalken von Wien massenhaft auftritt, aber nach Brady schon im Kohlenkalke Englands vorzukommen scheint. Hier ist die Ungleichseitigkeit der Rotaliden nur wenig ausgesprochen, die Kammerscheidewände stark gebogen; dieselben bestehen aus dichtem, porenlosen Kalke, und aus solchem setzt sich auch der sogenannte Dorsalstrang zusammen, welcher in spiraler Richtung der Externseite der Windungen entlang verläuft.

Von grosser Bedeutung sind andere Formen ohne Spiralanordnung der Schale, welche sich wahrscheinlich den Rotaliden anschliessen; es wurde erwähnt, dass bei manchen Gliedern dieser Familie, bei Angehörigen der Gattung *Planorbulina,* nur die inneren Kammern spiralig aufgerollt, die äusseren dagegen in concentrischen Kreisen angeordnet sind. Diese bieten die nächsten Anhaltspunkte zum Vergleiche mit den sehr verwickelt gebauten Schalen von *Tinoporus* (sammt *Acervulina*),[1]) ferner mit *Cycloclypeus* und *Orbitoides;* immerhin ist aber die Verbindung durchaus keine so innige, dass ein Abstammungsverhältniss als streng erwiesen betrachtet werden dürfte.

Tinoporus, dessen Verwandtschaft mit den Rotaliden immerhin mit vieler Wahrscheinlichkeit behauptet werden kann, ist bald frei, bald angewachsen, mit ziemlich unregelmässiger Anhäufung der Kammern, welche in mehreren Schichten übereinanderlagern; eine Mündung ist nicht vorhanden, die typische Art *(Tinoporus baculatus)* zeigt vorragende Massen von Zwischenskeletsubstanz wie *Calcarina,* während bei der Untergattung *Acervulina (Gypsina)* das Zwischenskelet fehlt.

Zweifelhafter ist die Stellung der hochorganisirten Gattungen *Cycloclypeus* und *Orbitoides,* welche gewissermassen Parallelformen zu den compactschaligen Orbitoliten darstellen. Die letztere Gattung, deren Bau als Beispiel

---

[1]) Ein Urtheil über die sehr unregelmässig gebildeten Formen, wie *Carpenteria* und *Polytrema,* ist wohl noch nicht möglich. *Rupertia* scheint ein durch Aufwachsung stark verunstalteter Rotalidentypus zu sein.

kurz geschildert werden mag, ist nur fossil bekannt, sie findet sich in der oberen Kreide und im Tertiär, in grosser Menge namentlich in der mediterranen Entwicklung des Eocän. Die ziemlich grossen, kreis- oder sternförmigen Gehäuse haben im Innern eine Anfangskammer, um welche sich 3—5 weitere Kammern in spiraliger Anordnung lagern; dann folgen zahlreiche Ringe kleiner viereckiger Kammern. Diese Hauptschicht von Kammern ist nach oben wie nach unten von mehreren Schichten viereckiger Zellen eingeschlossen. Die Schale ist fein porös, die Scheidewände bestehen aus zwei Kalkblättern und enthalten ein Canalsystem, die einzelnen Kammern stehen untereinander durch gerade Canäle in Verbindung.

Fusuliniden.[1])

Wir haben bis jetzt drei grosse Gruppen kennen gelernt, welche mit Bestimmtheit auf den Endothyrentypus zurückgeführt werden können, nämlich die Polystomelliden, die Globigeriniden und die Rotaliden, welch' letzteren sich wahrscheinlich die Cycloclypeiden anreihen. Eine weitere wichtige Abtheilung, welche sich hier anschliesst, bilden die merkwürdigen Fusuliniden, welche allein unter allen Familien der Foraminiferen auf die paläozoische Zeit beschränkt scheinen oder höchstens vielleicht in schwachen Ausläufern in die älteste der mesozoischen Formationen, in die Trias hinüberreichen. Schon das Vorkommen dieser Formen ist ein sehr befremdendes; ganz vereinzelte Vorläufer derselben sind im Devon gefunden worden, auch im unteren Theile der Kohlenformation sind sie wenig vertreten und erscheinen dann plötzlich in den marinen Ablagerungen der oberen Kohlenformation in ungeheuren Mengen, ihre Reste treten in den Fusulinenkalken geradezu felsbildend auf, aber sofort sinken sie von diesem Höhepunkte wieder zurück und sind schon in der Permformation im stärksten Rückgange begriffen. Der Umstand, dass das obere Carbon in Mitteleuropa fast überall durch Binnenablagerungen mit Kohlenflötzen vertreten ist, erklärt es auch, dass hier die Fusulinen nur sehr wenig vorkommen.

Auch in ihrer Formentwicklung zeigen sich viele bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten, über die wir uns am besten durch Verfolgung der Entwicklung unserer Kenntnisse in dieser Beziehung unterrichten. Schon seit lange waren aus dem oberen Kohlenkalke von Russland und Nordamerika kugelige und spindelförmige Foraminiferen von spiraler Aufrollung, ungenabelt, mit ganz umfassenden Windungen und mit columellarer Mündung bekannt, deren Kammerscheidewände häufig eine eigenthümliche Fältelung zeigten; allmälig

[1]) Vergl. die beiden oben (S. 183) angeführten Arbeiten von **Möller**; ferner **Schwager** bei **Bütschli** in **Bronn**, Classen und Ordnungen des Thierreiches, Bd. I, 2. Aufl., S. 250. — **Schwager**, Carbonische Foraminiferen aus China und Japan, in **Richthofen**, China, Bd. IV — **Zittel**, Handbuch der Paläontologie. — **Brady**, Challenger-Bericht.

fand man dieselben Typen in weiterer Verbreitung, in den Alpen, auf Chios, in Persien, Indien, China, Japan, Sumatra u. s. w., aber die Kenntniss derselben machte geringe Fortschritte, man betrachtete lange all' diese Vorkommnisse als nahe miteinander verwandt und begnügte sich meist, eine kugelige Form, *Fusulina robusta,* und eine spindelförmige, *Fusulina cylindrica,* zu unterscheiden. Später trennte man eine grössere Zahl von Arten, aber man hielt all' diese Formen für enge zusammengehörig.

Um so mehr war man über die Ergebnisse der eingehenden Studien überrascht, welchen V. v. Möller diese Reste unterzog. Er wies nach, dass die nun schon ziemlich bedeutende Formenmenge der Fusulinen sich in mehrere Gattungen zerlegen lasse, ja er zeigte sogar, dass eine Abtheilung, seine Gattung *Fusulinella,* undurchbohrte, die anderen Fusuliniden dagegen poröse Schalen tragen. Die Ansichten waren dieser Beobachtung gegenüber sehr getheilt; nach der ziemlich allgemein herrschenden Ansicht, dass die Structur der Schale das wichtigste und für die Eintheilung maassgebendste Merkmal sei, sah man sich gezwungen, *Fusulinella* von ihren Begleitern, von *Fusulina, Hemifusulina* und *Schwagerina* zu trennen und sie bei den compactschaligen Foraminiferen an der Seite von *Alveolina* unterzubringen. Das war vom Standpunkte des angenommenen Systems aus folgerichtig gehandelt, aber es war damit die unverkennbare nahe Verwandtschaft von *Fusulinella* zu den anderen Fusulinen ignorirt, es war der Natur Zwang angethan. Von anderer Seite war man von der Unmöglichkeit überzeugt, diese letzteren Beziehungen ausser Acht zu lassen, man liess die Fusulinen in ihrer ursprünglichen Fassung als Familie bestehen, und um dem Widerspruche mit dem herrschenden System zu entgehen, um gegen die Eintheilung nach dem Vorhandensein oder dem Fehlen der Poren nicht zu verstossen, sah man sich zu der Annahme gezwungen, dass *Fusulinella* in Wirklichkeit doch porös sei, dass aber die Poren zu fein seien, um beobachtet werden zu können.

Auch diese Auffassung kann nicht als berechtigt anerkannt werden; die Schalen der Fusulinellen sind durchaus nicht schlechter erhalten als die irgend welcher anderer paläozoischer Foraminiferen, man hat sie mit dem grössten Eifer und mit allen Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik untersucht und keine Poren gesehen, und daraus kann und darf man nur den einen naturgemässen Schluss ziehen, den man in allen derartigen Fällen, bei Milioliden, bei Alveolinen, Orbitoliten u. s. w. gezogen hat, dass nämlich keine Poren vorhanden sind und die Schale compact ist. Mit demselben Rechte könnte man von allen porzellanartigen Foraminiferen behaupten, dass sie porös seien. Aus den beobachteten Verhältnissen kann nur der eine Schluss gezogen werden, dass *Fusulina* und *Fusulinella* nahe miteinander verwandt sind, obwohl sie in der Schalenstructur voneinander abweichen, und dass mithin diese letztere nicht von so entscheidender Bedeutung ist, als man in der Regel angenommen hat.

Zu diesem Schlusse haben uns schon andere Erscheinungen gedrängt, die Verwandtschaft zwischen *Ammodiscus, Cornuspira* und *Spirillina,* die Verhältnisse der Textilariden u. s. w. Allerdings ist nicht ein einziger Fall bekannt, in welchem ein unmittelbarer Uebergang zwischen kalkschaligen Foraminiferen mit und ohne Poren nachgewiesen werden könnte, sondern stets schiebt sich zwischen beide ein Bindeglied mit sandiger Schale ein, aus welchem sich nach unserer Auffassung einerseits die compactschaligen, andererseits die porösen, kalkigen Formen entwickeln. Auch bei den Fusuliniden finden wir diese Regel in auffallender Weise bestätigt, indem die einfachsten Fusulinellen, zumal *Fusulinella Struvei* (Fig. 30), sandige Schale besitzen, und auf diese als auf die Grundformen müssen wir alle anderen Fusuliniden zurückführen, welche zwei Parallelreihen bilden, eine compactschalige mit *Fusulinella* und eine poröse mit *Fusulina, Hemifusulina* und *Schwagerina.*



Fig. 30. *Fusulinella Struvei* aus russischem Kohlenkalk. Vergrössert, nach V. v. Möller.

Betrachten wir nun die sandschalige *Fusulinella Struvei* etwas näher, so finden wir, dass dieselbe die allergrösste Aehnlichkeit mit der oben öfter genannten Gattung *Endothyra* zeigt; es sind fast nur habituelle Abweichungen, z. B. der geschlossene Nabel von *F. Struvei,* und es ist somit im allerhöchsten Grade wahrscheinlich, dass auch die Fusuliniden auf den Endothyrenstamm zurückgehen oder wenigstens mit diesem aus gemeinsamer Wurzel hervorgegangen sind.



Fig. 31. *Fusulinella Bocki* aus russischem Kohlenkalk. Querschnitt; stark vergrössert, nach V. v. Möller.

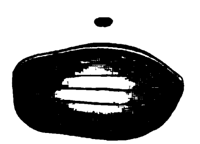


Fig. 32. *Fusulina cylindrica* aus russischem Kohlenkalk. In natürlicher Grösse und vergrössert, nach V. v. Möller.

Die compactschalige Reihe, die Gattung *Fusulinella* (Fig. 31), umfasst linsenförmige, kugelige oder spindelförmige Schalen, welche äusserlich den früher geschilderten Alveolinen ähneln, mit columellarer Mündung und einfachen Kammerscheidewänden, denen auf der Aussenseite Furchen entsprechen; die Wände der Schalen sind meist äusserlich von einer accessorischen Kalkhülle umgeben. Zu verwickelterem Baue erheben sich die porösen Typen, mit den beiden Hauptgattungen *Fusulina* und *Schwagerina,* von denen die erstere (Fig. 32) spindelförmig gestreckte oder cylindrische, die letztere vorwiegend kugelige, daneben schwach spindelförmige Arten umfasst. Auch in dem inneren Baue gehen mit diesen Unterschieden in der Gestalt namhafte Abweichungen Hand in Hand, namentlich in der Art, wie die Kammer-

scheidewände sich der Aussenwand anfügen. Bei *Fusulina* sind überdies die aus einer einfachen Lamelle bestehenden Scheidewände stark gefältelt, so dass die Falten der aufeinanderfolgenden Wände sich berühren und auf diese Weise die Kammern in bläschenförmige Unterabtheilungen zerfallen. Bei *Schwagerina* dagegen sind die Scheidewände einfach. Ausserdem zeigt diese Gattung eigenthümliche spiralige Schalenverdickungen, das sogenannte Basalskelet. Die Mündung liegt bei beiden columellar, bei ausgewachsenen Individuen aber verschliesst sie sich in der Regel.

Die Nummulitiden.

Wir haben eine grosse Menge von Familien und Gruppen der Foraminiferen kennen gelernt, welche theils mit Sicherheit, theils mit vieler Wahrscheinlichkeit miteinander in Verbindung gebracht werden können und aus den unregelmässig agglutinirenden Formen der Astrorhiziden hervorgegangen sind. Allein nicht alle Vertreter der Ordnung können in dieser Weise untergebracht werden, und es bleibt noch eine, allerdings geringe Zahl alleinstehender Formen, deren Abstammung wir noch nicht beurtheilen können. Allerdings ist, wenigstens bei den wichtigeren Gruppen, die Abweichung von den übrigen Foraminiferen nicht so gross, dass man an das Vorhandensein ganz selbstständiger Stämme denken dürfte, sie schliessen sich gewiss der Hauptmasse der Foraminiferen an, aber die Art und Weise, wie das geschieht, ist noch zweifelhaft. Abgesehen von einigen strittigen Formen, die wahrscheinlich ganz aus der Reihe der Foraminiferen ausgeschieden werden müssen *(Parkeria, Loftusia)*, treten uns einige Gattungen entgegen, deren Bau noch zu wenig bekannt oder verstanden ist, um ein Urtheil zu gestatten, wie das bei *Keramosphaera, Carpenteria, Polytrema, Patellina* und der in der Kreideformation so überaus häufigen *Orbitolina* der Fall ist. Ausserdem aber gibt es einzelne in allen ihren Beziehungen gut bekannte Typen, welche trotzdem noch nicht eingereiht werden können; so verhält es sich mit den winzigen und seltenen Chilostomellen, eigenthümlich geformten porös-schaligen Formen, welche zuerst in der oberen Kreide auftreten, und für welche Brady neuerdings auch die sandigen Parallelformen gefunden und als *Trochammina galeata* und *pauciforata* beschrieben hat; ich habe oben für letztere Arten die Gattung *Cystammina* aufgestellt. Weitaus die wichtigste Gruppe, deren Stellung sehr unsicher ist, bilden die hochorganisirten Nummulitiden mit den Gattungen *Heterostegina, Operculina* und *Nummulites*.

Die Nummulitiden sind alle spiralig in einer Ebene aufgerollt, gekammert, mit Zwischenskelet und Canalsystem versehen, welch' letzteres namentlich im »Dorsalstrange« (vergl. oben S. 189) und in den aus zwei Blättern bestehenden Kammerscheidewänden angebracht ist; die Mündung, beziehungsweise die die einzelnen Kammern verbindende Spalte ist columellar gelegen.

Diese Lage der Mündung nähert die Nummulitiden dem Endothyridentypus und macht die sonst sehr naheliegende und plausible Annahme unmöglich, dass man es mit den hochentwickelten Typen der Nodosariden, also etwa mit hochgesteigerten Cristellarien zu thun habe. Unter den Endothyren könnte man entweder an die Polystomelliden *(Nonionina)* oder an die Rotaliden denken; zu den letzteren scheint sogar die oben geschilderte Gattung *Amphistegina*, bei welcher ein Dorsalstrang vorhanden ist, hinüberzuführen, aber doch ist der Abstand ein sehr weiter und die Annahme einer Abstammung von hier zu gewagt, wenn sie auch plausibler sein mag als alle anderen. Jedenfalls ist die Möglichkeit einer Abstammung von irgend einem noch nicht oder nur sehr wenig bekannten Seitenzweige durchaus nicht auszuschliessen. In der That hat sich im Kohlenkalke von England und Russland eine eigenthümliche, einfach gebaute Form mit poröser Kalkschale gefunden, mit unregelmässig aufgerollter Spirale, ohne Kammerscheidewände, nur mit Einschnürungen der Röhre, welche unter dem Namen *Archaeodiscus Karreri* beschrieben worden ist.[1]) Dieser *Archaeodiscus* wird nun von Allen, welche sich mit demselben beschäftigt haben, zu den Nummulitiden gestellt, deren Charaktere er allerdings durchaus nicht besitzt. Es hat also diese Zutheilung nicht die Bedeutung, dass man es mit einem typischen Gliede der genannten Familie zu thun habe, sondern *Archaeodiscus* müsste als eine alte, noch wenig entwickelte Grundform betrachtet werden, auf welche die eigentlichen Nummulitiden zurückgeführt werden könnten. Diese Auffassung ausgezeichneter Forscher verdient jedenfalls alle Berücksichtigung,

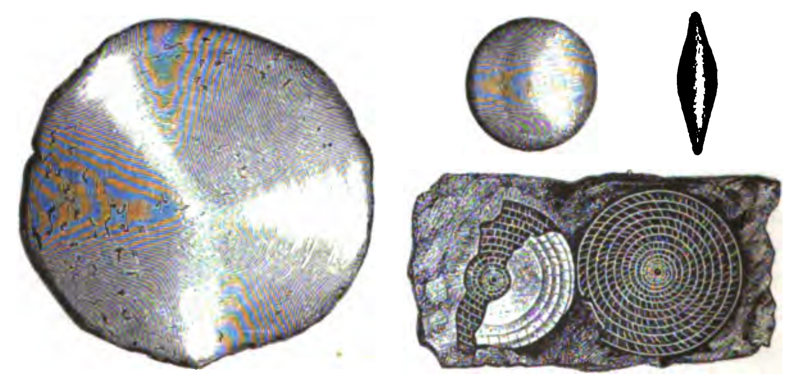


Fig. 33. Nummuliten, ganze und aufgebrochene Exemplare.

aber allerdings muss Verfasser beifügen, dass er nach Abbildung und Beschreibung[2]) von *Archaeodiscus* nie hat verstehen können, worin denn die nahen Beziehungen dieser Gattung zu den Nummulitiden gelegen sein sollen.

---

[1]) Vergl. die oben angeführten Werke von Brady und Möller über Kohlenkalkforaminiferen.

[2]) Ein Exemplar von *Archaeodiscus* habe ich nie in Händen gehabt.

Wir gehen hier nur auf die Gattung *Nummulites*, die interessanteste aller Foraminiferensippen, etwas näher ein (Fig. 33); die Gehäuse, welche bei einzelnen Arten einen Durchmesser von 6 Centimeter erreichen, sind in der Regel flach oder linsenförmig und bestehen meist aus zahlreichen Windungen, von denen bei den typischen Nummuliten die letzte alle vorhergehenden verhüllt, während diese bei der Untergattung *Assilina* sichtbar bleiben. Die Windungen sind durch zahlreiche gebogene Scheidewände in Kammern getheilt, welche oft in den Lappen, mit welchen die äusseren Umgänge die inneren umfassen, labyrinthisch verlaufen. Die Schale ist fein porös, die Kammerscheidewände sind nur in der Mittellinie von wenigen groben Poren durchsetzt, die Scheidewände und der Dorsalstrang sind hauptsächlich die Träger eines sehr verwickelten Canalsystems, auf dessen Einzelheiten wie auf das Auftreten einzelner Zwischenskeletpfeiler wir hier nicht weiter eingehen.

Dagegen verdient eine andere sehr merkwürdige Erscheinung, die wir zwar noch nicht verstehen, deren Studium aber wichtige Ergebnisse verspricht, noch nähere Erwähnung. An den meisten Fundorten des Eocän, in welchem die Nummuliten weitaus die grösste Verbreitung zeigen, kommen die Nummulitenarten paarweise vor, so dass eine kleinere und eine grössere Form, die in allen Merkmalen grosse Verwandtschaft aufweisen, ständig vergesellschaftet auftreten. Dabei macht man die Bemerkung, dass die grosse Form eine kleine, die kleine Form eine grosse Anfangskammer besitzt. Das gesellige Auftreten dieser zweierlei Typen und die vollständige Uebereinstimmung derselben in allen Merkmalen, mit Ausnahme der Grösse und der Gestalt der Anfangskammer, machen es sehr wahrscheinlich, dass man es mit verschiedenen Entwicklungszuständen oder Entwicklungsarten einer und derselben Species zu thun habe;[1]) dagegen macht die Erklärung dieser Erscheinung, welche namentlich von de la Harpe und von Munier-Chalmas untersucht worden ist, sehr bedeutende Schwierigkeiten. Der nächstliegenden Annahme, dass die kleinen Exemplare einfach unausgewachsen seien, steht das Vorhandensein der grossen Anfangskammer hindernd entgegen; wohl hat man angenommen, dass diese bei

[1]) Derartige Parallelformen wären:
N. perforatus — *N. Lucasanus.*
N. complanatus – *N. Tschichatscheffi.*
N. planulatus — *N. elegans.*
N. exponens — *N. mammillatus.*
N. granulosus — *N. Leymeriei.*
N. intermedius — *N. garanensis.*

Abweichend von dem gewöhnlichen, aber durchaus sinnlosen, barbarischen und unberechtigten Sprachgebrauche, das Wort »*Nummulites*« als weiblichen Geschlechtes zu behandeln, habe ich dasselbe hier überall als männlich angenommen, ein Beispiel, das Nachahmung verdient. Ebenso ist es barbarisch, *Ananchytes ovata, Collyrites bicordata, Favosites polymorpha* statt *A. ovatus, C. bicordatus, F. polymorphus* u. s. w. zu sagen.

weiterem Wachsthum resorbirt und durch eine grössere Anzahl kleiner Kammern ersetzt werde, doch ist diese Auffassung zu unwahrscheinlich und verstösst zu sehr gegen alle Gesetze der Morphologie, als dass sie ernstlich in Betracht gezogen werden könnte, zumal sie auch mit den Beobachtungen von de la Harpe über die Windungszunahme bei beiderlei Formen kaum vereinbar ist. Auch die Meinung, dass man es mit Geschlechtsunterschieden zu thun habe, kann nicht angenommen werden, da die Untersuchung der Weichtheile keinerlei Anhaltspunkt für die Annahme einer Trennung der Geschlechter bei den Foraminiferen gibt. Die Bedeutung dieser merkwürdigen Erscheinung ist also noch durchaus zweifelhaft, ja nach de la Harpe soll die angegebene Regel keine ganz allgemein giltige sein und sich bei den Nummuliten Aegyptens, wo dieses Geschlecht in zahlloser Menge vorkommt, nicht bestätigt finden. Dagegen scheint nach den Untersuchungen von Munier-Chalmas und Schlumberger bei anderen Foraminiferen, namentlich bei den Milioliden, ein ganz ähnlicher Dimorphismus vorzukommen.[1])

Das Auftreten der Gattung *Nummulites* ist bekanntlich ein sehr eigenthümliches; vereinzelte Exemplare sind im Kohlenkalke von Belgien und Russland nachgewiesen worden. Ferner sind im Muschelkalke Württembergs nummulitenähnliche Körper gefunden worden, sichergestellt ist ihr Vorkommen erst wieder aus dem oberen Jura Frankens, von wo Gümbel eine Art beschrieben hat. Aus der Kreideformation sind Nummuliten nicht mit Sicherheit bekannt, doch scheinen sie den Hippuritenkalken der Mittelmeerländer nicht ganz zu fehlen (Zante?). Plötzlich im Beginne des Tertiär nehmen die Nummuliten in beispielloser Weise überhand, sie erscheinen im Eocän, am stärksten in dessen mittlerer Abtheilung, in zahlreichen Arten und in geradezu fabelhafter Individuenmenge, so dass ihre Gehäuse fast allein mächtige Schichtsysteme der »Nummulitenkalke« zusammensetzen. Allein diese Massenentwicklung ist, wie bei den paläozoischen Fusulinen, von kurzer Dauer, schon im Oligocän tritt entschiedener Verfall ein, und im oberen Tertiär und in der Jetztzeit kommen nur wenige ganz kleine Vertreter der Gattung als Seltenheiten vor. Es ist das ein ganz ähnliches Verhältniss, wie wir es bei den Fusulinen kennen gelernt haben, eine Erscheinung, welche uns vorläufig ganz unverständlich bleibt; zweimal in

---

[1]) Vergl. namentlich folgende Arbeiten: Munier-Chalmas, Sur les Nummulites. Bull. soc. géol. de France, 1880, vol. VIII, pag. 300. — De la Harpe, Sur l'importance de la loge centrale chez les Nummulites. Ebenda, 1881, vol. IX, pag. 171. — Munier-Chalmas et Schlumberger, Nouvelles observations sur le dimorphisme des Foraminifères. Comptes-rendus hébd., 1883, vol. XCVI, pag. 862. — Munier-Chalmas et Schlumberger, Nouvelles observations sur le dimorphisme des Foraminifères. Ebenda, 1883, Bd. XCVI, S. 1598. — Schlumberger, Sur le Biloculina depressa au point de vue du dimorphisme des Foraminifères. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences, 1883, pag. 520. — Munier-Chalmas, Sur les Miliolidées trématophorées. Bull. soc. géol. de France, 1885, vol. XIII, pag. 273.

der Erdgeschichte, im oberen Theile der Kohlenformation und im unteren Tertiär, schwillt plötzlich eine Abtheilung sehr grosser Foraminiferen zu ausserordentlicher Bedeutung an, sie bedeckt den Boden des Meeres mit ihren Gehäusen und erzeugt Riesenformen, um nach verhältnissmässig kurzer Zeit zur früheren Bedeutungslosigkeit zurückzusinken. Welche Umstände diesen eigenthümlichen Vorgang veranlasst haben mögen, ist uns durchaus räthselhaft, und wir können uns nicht einmal eine vernünftige Möglichkeit der Erklärung denken.

Die Verbreitung der Nummuliten im Eocän erstreckt sich übrigens durchaus nicht gleichmässig über alle Gegenden, in welchen die Formation in mariner Entwicklung auftritt; in Europa ist ihr massenhaftes, gebirgsbildendes Auftreten auf die Region des Mittelmeeres und den Kranz der dasselbe einsäumenden Kettengebirge, die Alpen, Karpathen u. s. w. beschränkt; in vielleicht noch massenhafterer Entwicklung finden sie sich in der nordafrikanischen Wüstenregion, wo nach Zittel in der libyschen Sahara der Boden oft meilenweit ganz mit den thalergrossen Schalen von *Nummulites Gizehensis* bedeckt ist. Von da aus erstreckt sich die Region der Nummulitenkalke durch Arabien, Syrien, Kleinasien, den Kaukasus, Persien und weiterhin bis nach Indien. Nördlich von diesem Gebiete, in den überaus versteinerungsreichen Eocänbildungen des Pariser und Londoner Beckens u. s. w., fehlen die Nummuliten zwar durchaus nicht, sie sind stellenweise sogar sehr häufig, aber nirgends zeigen sie auch nur entfernt die Massenentwicklung oder treten sie in der Weise herrschend auf wie in den südlicheren Gegenden, und auch in Amerika scheint dieselbe Vertheilung zu herrschen. Die Nummuliten sind entschiedene Bewohner der heissen Meere in der Tertiärzeit, wie die Muschelfamilie der Rudisten während der Kreideformation, ja die Gebiete der Rudistenkalke fallen mit denjenigen der Nummulitenkalke fast genau zusammen.

Rückblick auf die Verwandtschaftsverhältnisse.

In flüchtigen Zügen wurden die wichtigsten Vertreter der Foraminiferen vorgeführt und der Versuch gemacht, deren natürliche Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnisse klarzulegen, wie das in schematischer Uebersicht auf der Tabelle (S. 198) zusammengestellt ist. Es ist vor Allem nothwendig, einige Worte über Werth und Bedeutung dieser Auffassung beizufügen. Aus den älteren paläozoischen Ablagerungen wissen wir überaus wenig von Foraminiferen, mit dem Eintritte in die Kohlenformation begegnet uns sofort eine reiche Menge dieser Thiere, und unter ihnen schon sehr verschiedenartige und theilweise hochorganisirte Formen, wie *Nummulites, Amphistegina, Fusulina* u. s. w.; diese treten uns sammt den Endothyren, den Nodosinellen, verschiedenen Nodosariden, Textilariden, Lituoliden, Astrorhiziden ziemlich gleichzeitig und unvermittelt entgegen, während Vorläufer überaus spärlich sind. Es ist demnach

Tabelle der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse unter den Foraminiferen.

Entwicklungsstufe	A	B	C	D
Irregulär agglutinirende Entwicklungsstufe	Astrorhiziden			
Regulär agglutinirende Entwicklungsstufe	**A. Cornuspiriden-Typus.** *Ammodiscus.* *Silicina.* *Agathammina.*	**B. Textilariden-Typus.** Agglutinirende Textilariden.	**C. Lituoliden-Typus.** *Lituola* im weitesten Sinne (*Haplophragmium*, *Haplostiche*, *Rheophax* u. s. w.) *Trochammina.* *Endothyra.* *Stacheia.* *Nodosinella.* u. s. w.	**D. Fusuliniden-Typus.** *Fusulinella* p. p. Agglutinirende Formen. (Vermuthlich an *Endothyra* anschliessend.)
Kalkige Entwicklungsstufe	**A. Cornuspiriden-Typus.** (Perforat und imperforat.) 1. Imperforate Reihe. *a)* Cornuspiriden. *Cornuspira.* *b)* Milioliden. *Ophthalmidium.* *Planispirina.* *Spiroloculina.* *Biloculina.* *Triloculina.* *Quinqueloculina.* *c)* Peneropliden. *Hauerina.* *Vertebralina.* *Peneroplis.* *Orbiculina.* *Orbitolites.* ? *d)* Alveolinen. 2. Perforate Reihe. Spirilliniden. *Spirillina.* *Involutina.* *Problematina.*	**B. Textilariden-Typus.** (Perforat.) Kalkschalige Textilariden. ? Chilostomellen ?	**C. Lituoliden-Typus.** (Perforat.) 1. Nodosarien-Reihe. Nodosariden. (Lageniden.) 2. Endothyren-Reihe. *a)* Zweigreihe der Polystomelliden. *Nonionina.* *Polystomella.* *b)* Zweigreihe der Globigeriniden. *Sphaeroidina.* *Globigerina.* *Pullenia.* *Orbulina.* *c)* Zweigreihe der Rotaliden. *aa)* Rotaliden. *Cymbalopora.* *Discorbina.* *Planorbulina.* *Truncatulina.* *Pulvinulina.* *Rotalia.* *Calcarina.* *Amphistegina.* *Tinoporus.* *Carpenteria ?* *bb)* Cycloclypeiden. *Cycloclypeus.* *Orbitoides.* ——— ? Nummulitiden. *Operculina.* *Nummulites.*	**D. Fusuliniden-Typus.** (Perforat und imperforat.) 1. Imperforate Reihe. *Fusulinella.* 2. Perforate Reihe. *Fusulina.* *Hemifusulina.* *Schwagerina.*

klar, dass jeder Versuch vergeblich wäre, die Abstammungsverhältnisse unmittelbar und handgreiflich nachzuweisen, jeden Stamm direct bis auf seine Anfänge und seine Abzweigung von den einfachsten Urformen in ältesten Schichten zurückzuverfolgen. Für die Richtigkeit der hier vertretenen Verhältnisse und des Ursprunges der Foraminiferenstämme überhaupt durch allmälige Veränderung kann also nur ein Wahrscheinlichkeitsbeweis geliefert werden.

Bei dem Versuche, einen solchen Nachweis zu liefern, waren die Beziehungen und Uebergänge zwischen den Formen in den jüngeren Formationen, von Beginn der Carbonzeit leitend. In der That gelang es bis auf ganz wenige kleine Gruppen (Nummuliten, Chilostomellen, *Carpenteria, Polytrema* u. s. w.), die grosse Hauptmasse der Foraminiferen als ein zusammenhängendes Ganzes nachzuweisen, dessen extremste Endglieder durch Zwischenformen verbunden sind.

In dem Vorhandensein eines solchen Zusammenhanges liegt weder ein bestimmter Anhaltspunkt für die Abstammung aller Foraminiferentypen aus gemeinsamer Wurzel, noch ein Anhaltspunkt dafür, welche Formen als die ursprünglichsten betrachtet werden müssen. Um Schlüsse in dieser Richtung ziehen zu können, müssen wir in erster Linie finden, dass die Uebergänge nicht regellos nach allen Seiten stattfinden, sondern dass die Beziehungen einfacher, wenig verwickelter Art sind, so dass sie sich graphisch als Stammbaum darstellen lassen. Ist das in Wirklichkeit der Fall, so liegt darin ein überaus schwerwiegender Beweis dafür, dass dieses Verhältniss in der That die Folge der allmäligen Umgestaltung im Sinne der Abstammungslehre darstelle, da nur sie allein die Erklärung für das Fehlen netzförmig verschlungener Verwandtschaftsbeziehungen gibt. Jeder Versuch, ein Formengewirre, wie es die Foraminiferen darstellen, in solcher Weise zu entwirren, müsste vom ersten Beginne auf unüberwindliche Schwierigkeiten stossen, alle Fäden müssten sich verwirren, wenn nicht wahre Stammesverwandtschaft vorläge. In der That wurde auf den vorhergehenden Seiten gezeigt, dass die Verhältnisse liegen, wie es die Abstammungslehre verlangt, und die Tabelle (S. 198) bringt dies am klarsten zum Ausdruck.

Mit diesem Ergebnisse ist aber noch durchaus nicht nachgewiesen, welcher Typus der schalentragenden Foraminiferen als der ursprünglichste zu betrachten sei; in dieser Hinsicht war in erster Linie bestimmend, dass die verschiedenen Hauptabtheilungen der kalkschaligen Formen nicht unter sich, sondern mit den sandschaligen Typen zusammenhängen, dass mit ein und demselben Sandschaler sowohl poröse als compacte Kalkschaler in Verbindung stehen, und dass nur die niedrig organisirten Kalkschaler sich an die Sandschaler anschliessen, niemals aber hoch entwickelte Formen mit Canalsystem und Zwischenskelet. Es ergab sich ferner, dass für sehr zahlreiche Kalkschaler isomorphe Vertreter unter den agglutinirenden Foraminiferen auftreten, dass aber bei den letzteren

die einzelnen Typen viel enger untereinander zusammenhängen, die Differencirung also sehr viel weniger vorgeschritten ist. Auch sind die agglutinirenden Foraminiferen in den alten Ablagerungen entschieden in grösserer Menge vertreten als später; in der Kohlenformation ist die Zahl der sandschaligen Gattungen etwas grösser als die der kalkschaligen, während im Lias die Zahl der letzteren doppelt, im Tertiär drei- bis viermal so gross ist als die der ersteren. Endlich sind manche der wichtigsten Bindeglieder zwischen beiden Abtheilungen nur in paläozoischer Zeit vorhanden und sehr bald ausgestorben *(Endothyra, Nodosinella, Agathammina)*. All' diese Thatsachen lassen mit Sicherheit darauf schliessen, dass die kalkschaligen Foraminiferen von den agglutinirenden abstammen, und unter diesen müssen wieder die allereinfachsten und unregelmässigsten Gehäuse, wie sie bei den Astrorhiziden vorkommen, als die ursprünglichsten angesehen werden, da aus diesen allein, wie früher gezeigt wurde, sich alle höher stehenden Formen ungezwungen ableiten lassen.

Die Betrachtung der Foraminiferen ergibt also, dass die Verhältnisse, wie sie in dieser grossen Abtheilung auftreten, mit den Voraussetzungen der Abstammungslehre trefflich übereinstimmen; allerdings sind die ursprünglicheren Typen nicht ausgestorben, die Astrorhiziden, die Lituoliden, Ammodiscus u. s. w. sind noch heute vorhanden, allein das ist eine Erscheinung, welche überall wiederkehrt, dass die ursprünglichen Formen sich neben ihren höheren Nachkommen noch erhalten.

Veränderlichkeit der Foraminiferen.

In gewisser Hinsicht allerdings stellt sich das Verhältniss der einzelnen Abtheilungen der Foraminiferen etwas anders dar, als man es bei höheren Thieren zu finden gewohnt ist; es herrscht nämlich bei jenen ein ganz ausserordentlicher Grad von Veränderlichkeit und Unbeständigkeit, wie sie in diesem Maasse kaum irgendwie bei höheren Formen wiederkehren dürfte. Wir haben schon gesehen, dass z. B. ein so überaus wichtiges Merkmal wie die Schalenzusammensetzung je nach dem Wohnorte den grössten Verschiedenheiten unterworfen sein kann, dass das Gehäuse einer gewöhnlich kalkschaligen Art Sandkörner aufnehmen oder durch einen chitinösen oder rein kieseligen Ueberzug ersetzt sein kann. Aehnliche Unbeständigkeit herrscht, wenigstens innerhalb gewisser Gruppen, in Beziehung auf die äussere Form der Schale und auf die Anordnung der Kammern. Von einer spiralig aufgerollten Form finden sich die schwankendsten Uebergänge zu gebogenen, von diesen zu gestreckten Gehäusen, oder von der zweizeiligen Anordnung der Kammern zu einer solchen, bei welcher nur mehr die allerersten Zellen wechselständig angeordnet sind, die anderen aber in gerader Linie übereinanderfolgen u. s. w., und auch in der Verzierung und in den Proportionen kommen ausserordentlich weitgehende Schwan-

kungen vor. Jeder Typus ist von einem grossen Kreise von Varietäten umgeben, und der Betrag schwankender individueller Abänderung ist oft viel grösser als die Summe dauernder Abänderung, welche selbst innerhalb langer Zeiträume stattgefunden hat. So kommt es, dass nach dem Urtheile vieler Kenner manche Arten sich fast gleich bleibend von der mesozoischen Aera, ja angeblich seit der Kohlenformation erhalten haben, und dass Merkmale, die man für die Charakterisirung von Gattungen und selbst von Familien als hinreichend betrachtet hatte, sich als unbeständig erwiesen. Es ist das eine Erscheinung, die wohl mit dem Umstande in Zusammenhang gebracht werden darf, dass bei den Foraminiferen eine geschlechtliche Fortpflanzung nicht stattfindet und damit der festigende Einfluss der Kreuzung auf die Beständigkeit der organischen Form wegfällt.

Diese ausserordentliche Veränderlichkeit der Foraminiferen erleichtert zwar die Aufsuchung der Uebergänge ganz wesentlich, sie bietet aber in mancher Beziehung auch grosse Schwierigkeiten, es gelingt schwer, die einzelnen Stämme voneinander zu sondern, indem die neuen Merkmale einer sich abzweigenden Gruppe sich sehr langsam befestigen und daher auf der Grenze zwischen zwei Abtheilungen stets eine übergrosse Menge unentschiedener Uebergangsformen vorhanden ist. Andererseits können auch in Folge dessen Angehörige ganz verschiedener Abtheilungen einander sehr ähnlich werden, wie das vor Allem bei den Buliminen einerseits und den Polymorphinen und Uvigerinen andererseits hervortritt, und natürlich ist in diesen Fällen grosse Vorsicht nothwendig, um wirkliche Verwandtschaft von täuschender Analogie zu unterscheiden.

Ganz besondere Schwierigkeiten haben natürlich diese Verhältnisse den Systematikern bereitet, welche sich mit der Beschreibung der einzelnen Gattungen und Arten beschäftigen. Anfangs, als man die ausserordentliche Veränderlichkeit dieser Gehäuse noch nicht kannte und die äussere Gestalt als das wichtigste Kennzeichen betrachtete, wurde eine ausserordentlich grosse Zahl von Gattungen und Arten unterschieden. Allmälig erkannte man, dass in dieser Richtung des Guten zu viel geschehen sei, man zog manche sehr nahe miteinander verwandte Formen zusammen; in ein ganz neues Stadium trat die Auffassung durch die Arbeiten der englischen Foraminiferenkenner, wie Carpenter, R. Jones, Brady, Parker u. s. w., welche in strenger und consequenter Weise alle Arten, die durch Uebergänge verbunden oder einander nahe gerückt waren, miteinander zu vereinigen suchten und in derselben Weise mit den Gattungen verfuhren, deren Merkmale sich nicht ganz beständig erwiesen. So wurden oft Dutzende von Arten der älteren Forscher in eine einzige zusammengezogen und auch die Zahl der Gattungen ausserordentlich vermindert, es war die der ursprünglichen genau entgegengesetzte Richtung auf die äusserste Spitze getrieben. Mit Recht machte sich entschiedener Widerstand gegen diese

Uebertreibung geltend, es wurde hervorgehoben, dass schon das praktische Bedürfniss der Verständigung eine Bezeichnung auch für leichtere Abänderungen fordert, und dass jene weiten Sammeltypen für die Zwecke der geologischen Altersbestimmung durchaus unbrauchbar sind; auch die theoretische Begründung jener Auffassung leidet an einem entschiedenen inneren Widerspruche. Die genannten Forscher stehen auf dem Boden der Darwin'schen Lehre und haben die ausserordentliche Veränderlichkeit der Foraminiferen als Beweis in dieser Richtung angeführt; damit aber wird ausgedrückt, dass die Arten nicht fest und unverrückbar gegeben sind, dass sie sich umgestalten und dass die verschiedenen Typen ineinander übergehen, und es ist daher unconsequent, die Abgrenzung der Arten nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Zwischenformen abzugrenzen. In der That greift nun auch in England die Ueberzeugung um sich, dass in dieser Richtung zu weit gegangen worden sei, und z. B. in dem grossartigen neuen Werke von Brady über die von der Challenger-Expedition gesammelten Foraminiferen macht sich schon eine entschiedene Reaction geltend. In dieser Weise beginnen die Ansichten sich zu nähern, jedenfalls aber setzt die übergrosse Veränderlichkeit der Foraminiferen einer richtigen systematischen Bearbeitung ausserordentliche Schwierigkeiten entgegen.

Geologische Verbreitung der Foraminiferen.

Die schalentragenden Foraminiferen sind in der Jetztzeit ausschliesslich Meeresbewohner, nur wenige nackte oder nur mit einer Chitinhülle versehene Formen finden sich im süssen Wasser. Im Meere kommen einzelne festgewachsen an Steinen, Muscheln, Korallen u. s. w. vor, sie haben häufig sandige, seltener kalkige Schale und sind meist durch die Verwachsung mit der Unterlage stark verzerrt; andere leben ebenfalls an fremden Körpern, an welchen sie mit ihren Pseudopodien hinkriechen oder sich anheften, wie das namentlich bei vielen Milioliden und Rotaliden der Fall ist. Manche leben frei am Meeresboden, sowohl in seichtem wie in tiefem Wasser, und endlich treiben sich, wie oben erwähnt wurde, die Globigerinen, Orbulinen und mit ihnen die Sphäroidinen und Pullenien grossentheils schwimmend am Spiegel des Wassers oder wenig unter demselben herum, und ihre Gehäuse sinken nach dem Tode des Thieres zu Boden.

Aehnliche Verhältnisse dürfen wir der Hauptsache nach auch für das Vorkommen der Foraminiferen in der Urzeit voraussetzen, aber trotzdem machen sich hier manche auffallende Abweichungen geltend, unter denen namentlich die auffallende Spärlichkeit des Vorkommens in den allerältesten Formationen in hohem Grade befremdend ist. In cambrischen Ablagerungen fehlen bis jetzt Foraminiferenreste fast gänzlich, nur an einem Punkte, in der Umgebung von Petersburg, sind Spuren in dem alleroberstem Theile, dem Glaukonit-

sande, nachgewiesen worden; die zahllosen grünen Glaukonitkörnchen[1]) dieses Gesteines bestehen nach den Untersuchungen von Ehrenberg grossentheils, wenn nicht alle, aus den Steinkernen, aus den Ausfüllungen der inneren Hohlräume kleiner Foraminiferen, während die Schalen spurlos verschwunden sind.[2]) Wohl scheint es nur ausnahmsweise möglich, die wahre Natur dieser Körner zu erkennen, aber an der Richtigkeit der Beobachtung ist nach den Zeichnungen von Ehrenberg kein Zweifel möglich, während allerdings für eine nähere Bestimmung die Erhaltung zu schlecht ist. Man kann nicht einmal unterscheiden, ob man es mit kalkigen oder mit sandigen Formen zu thun hat, doch lässt sich z. B. mit Sicherheit erkennen, dass einzelne Zeichnungen sich auf Textilariden beziehen.

Auch was wir aus dem Silur kennen, ist überaus ärmlich, einzelne sandige Formen sind aus Nordamerika *(Placopsilina)* und Schottland *(Girvanella* und *Saccammina)* gefunden worden,[3]) aus dem Silur von Wales werden ein Paar Steinkerne erwähnt, von denen natürlich nicht entschieden werden kann, ob sie kalkigen oder sandigen Typen angehören.[4]) Endlich erwähnt Brady zwei Arten von *Lagena* aus dem englischen Silur.[5]) Gleich dürftig ist die devonische Fauna, eine *Placopsilina* und vermuthlich eine *Saccammina* vertreten die sandigen Typen und dazu werden einige kalkschalige Arten, darunter ein Vertreter der Fusuliniden, erwähnt; die Fundorte sind Geroldstein und Paffrath in der Rheingegend, Ebersdorf in der Grafschaft Glatz und Ferques bei Boulogne in Frankreich.

Nach diesen schwachen Spuren tritt uns dann im Kohlenkalke eine sehr reiche Foraminiferenfauna entgegen, deren Zusammensetzung naturgemäss von grösster Wichtigkeit ist; einen ersten hervorragenden Charakterzug erhält dieselbe, wie oben erwähnt wurde, durch die verhältnissmässig grosse Zahl agglutinirender Sandschalen; unter den Kalkschalern fällt die ausserordentlich geringe Zahl der compacten und die Menge der porösen Formen auf, von welchen viele schon hier ausserordentlich hohe Organisation zeigen *(Nummulites, Amphistegina, Calcarina, Fusulina, Schwagerina)*; ja diese letzteren sind in so grosser Menge vorhanden, dass man die Gesammtheit der Carbonforaminiferen nicht

---

[1]) Glaukonit ist ein wesentlich aus Kieselsäure, Eisenoxydul und Wasser bestehendes Mineral, das in vielen Sedimentärgesteinen in Form grüner Körner auftritt. Foraminiferensteinkerne dieser Art kommen vielfach vor und bilden sich selbst heute noch am Meeresgrunde.

[2]) Ehrenberg, Monatsber. der Berliner Akademie, Juni 1858.

[3]) Nicholson and Etheridge, Monograph of the Silurian Fossils of the Girvan District in Ayrshire. — Terquem, Observations sur quelques fossiles des époques primaires. Bull. soc. géol. de France, Ser. 3, vol. VIII, pag. 414. — Gaudry, Enchainements du monde animal, fossiles primaires, pag. 55.

[4]) Keeping, On some remains of Plants, Foraminifera and Annelida in the Silurian rocks of Central Wales. Geological Magazine, 1882, IX, pag. 485.

[5]) Brady, Challenger-Bericht, S. 449.

als niedriger bezeichnen kann als die der jetzt lebenden. Viele Gattungen haben sich ohne wesentliche Aenderung bis auf den heutigen Tag erhalten, wie *Nummulites, Calcarina, Amphistegina, Spirillina, Lagena, Lituola* u. s. w., während andere ausgestorben sind und der Fauna einen eigenthümlichen Charakter verleihen; von solchen sind z. B. *Nodosinella, Endothyra, Tetrataxis, Climacammina, Koskinolina, Bradyina* und *Stacheia* zu nennen, vor Allem aber die grosse Familie der Fusuliniden, die bis auf wenige Vorläufer und Nachzügler auf die Kohlenformation beschränkt und durch ihr massenhaftes Vorkommen im oberen Kohlenkalke von grösster Wichtigkeit ist.

Es kann an sich nicht als befremdend angesehen werden, dass unter den Foraminiferen von der Carbonzeit bis heute kein wesentlicher Fortschritt in der Organisation stattgefunden hat, da eine fortwährende Vervollkommnung aller Abtheilungen des Thierreiches und namentlich seiner niedrigsten Classen durchaus nicht vorausgesetzt werden darf.[1]) Eine Schwierigkeit liegt im Gegentheile nur in dem raschen Auftreten einer verhältnissmässig so hoch entwickelten und so überaus zahlreichen Foraminiferengesellschaft nach so ärmlichen Anfängen in den älteren paläozoischen Bildungen, um so mehr, als man gerade Fossilreste von Protozoen in alten Ablagerungen in Menge zu erwarten geneigt ist. Es entsteht daher die Frage, ob die cambrische, silurische und devonische Fauna wirklich so arm an Foraminiferen war, oder ob der Schluss gestattet ist, dass Vertreter der Classe möglicherweise in Menge vorhanden waren, ohne dass es in der Regel gelingt, ihre Spuren aufzufinden.

Einen Theil der Lösung des Räthsels erhalten wir, wenn wir uns der Art und Weise erinnern, in welcher man das Material zur näheren Untersuchung dieser Schälchen in der Regel erhält; man schlämmt zu diesem Zwecke plastische Thone und Mergel und untersucht andere lockere Materialien, aus denen sich diese kleinen Dinge leicht gewinnen lassen. Nun kommen solche Gesteine in den ältesten Formationen fast gar nicht vor; mit überaus geringen Ausnahmen sind die Thone in Thonschiefer, die Sande in Sandsteine und Quarzite umgewandelt, in denen man vergebens nach Foraminiferen suchen würde. Dagegen müsste man in den Kalken durch mikroskopische Beobachtung von Dünnschliffen oder in günstigen Fällen durch genaue Untersuchung der auswitternden zarten Reste, wie sie an manchen Punkten vorkommen, ein Resultat erhalten; dies ist jedoch nicht der Fall, und alle Bemühungen in dieser Richtung sind bisher vergeblich gewesen. Es ist das ein sehr befremdendes Ergebniss, aus dem auf den ersten Blick hervorzugehen scheint, dass die Foraminiferen eben doch gegen alle theoretischen Voraussetzungen in den ältesten Formationen überaus selten waren; dem widerspricht nur eine Thatsache auf das allerentschiedenste, nämlich die massenhafte Anhäufung von Foraminiferensteinkernen

[1]) Vergl. oben S. 106.

in einigen Partien der obercambrischen Petersburger Glaukonitsande; wenn wir an einem Orte diese Reste in ebenso ungeheurer Menge finden wie in irgend einer der späteren Formationen, so kann nicht, abgesehen von dieser einen Ausnahme, im ganzen Reste der älteren paläozoischen Formationen deren Auftreten eine grosse Seltenheit bilden, und wir müssen schliessen, dass aus irgend welchen Gründen die Reste entweder zerstört, oder von den Forschern am unrechten Orte gesucht worden sind. Im Kohlenkalke spielen verhältnissmässig die kieselschaligen Foraminiferen eine sehr viel grössere Rolle als in der Jetztzeit, und die wenigen gut erhaltenen Angehörigen der Ordnung, die wir aus dem Silur überhaupt kennen, sind grossentheils kieselig-sandig; es wird dadurch die Vermuthung nahe gelegt, dass die ältesten Foraminiferen, wenigstens der grossen Mehrzahl nach, derselben Kategorie angehörten, und dass man daher auf falscher Fährte war, wenn man in den silurischen Kalken nach den Ueberresten derselben forschte, in der Meinung, dass diese Gesteine zum grossen Theile aus solchem Material gebildet seien.

Vielleicht wird es noch gelingen, manche alte Gesteine als Anhäufung von Astrorhizidenschalen zu erkennen, treten ja solche auch in der Jetztwelt stellenweise gesteinsbildend auf.[1])

Die Zahl der bisher bekannten permischen Foraminiferen ist eine sehr geringe, und bietet kaum irgend welche bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit dar; es scheint eine Mischung der carbonischen mit jüngeren Typen stattzufinden. Auch bei Beginn der mesozoischen Zeit, in der Trias, ist noch verhältnissmässig wenig zu erwähnen; der grosse Mangel an schlämmbaren Thonen marinen Ursprungs bringt es mit sich, dass unser Wissen auch hier noch ein sehr geringes ist. Immerhin ist eine Anzahl von Arten bekannt geworden, und die Untersuchung von Dünnschliffen gewisser Kalke, die im alpinen Gebiete in ungeheurer Mächtigkeit auftreten, hat gezeigt, dass die Foraminiferen damals in ebensolchen Massen vorkamen wie jetzt und in den gewaltigsten Verhältnissen gesteinsbildend wirkten, ja es ist hier wie in der Jetztzeit dieselbe Gattung *Globigerina,* welche in dieser Richtung die erste Rolle spielt. Gerade an dieses Vorkommen knüpft sich ein eigenthümliches Interesse, indem uns dasselbe auf eine Fehlerquelle bei Beurtheilung der Foraminiferenfaunen früherer Formationen aufmerksam macht. In der Trias und ebenso im Jura lehren uns die Schliffe alpiner Kalke die Anwesenheit massenhafter Globigerinen kennen, während wir uns unter den wohlerhaltenen Resten, welche ja aus den Thonen des Jura in Menge ausgeschlämmt werden, vergebens nach Repräsentanten der Gattung umsehen; es macht uns das darauf aufmerksam, dass wir in den in Thon oder Mergel eingebetteten Formen nur einen Theil der Fauna kennen lernen, dessen Repräsentanten leicht zu gewinnen sind und sich durch

[1]) Bessels, Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, 1875, Bd. IX, S. 277.

gute Erhaltung auszeichnen, wesswegen ihre Bedeutung stets überschätzt und sie ganz vorwiegend benützt wurden, um den Gesammtcharakter der Foraminiferenbevölkerung eines Zeitraumes zu beurtheilen. Die weit wichtigeren Vorkommnisse dagegen, welche für sich allein felsbildend auftreten, sind in der Regel schlecht erhalten, nur im Schliffe zu erkennen[1]) und ihre überwiegende Wichtigkeit nicht anerkannt und berücksichtigt.

Mit Beginn der Juraformation gelangen wir zu jenen Bildungen, in welchen wohl erhaltene Foraminiferen in kolossaler Menge sich in den verschiedensten Gegenden finden; während in den reinen Kalken Globigerinen eine Hauptrolle spielen, sind in thonigen Sedimenten, namentlich die einfach gebauten Formen mit sehr fein poröser Kalkschale, die Dentalinen, Nodosarien, Cristellarien u.s.w. ausserordentlich reichlich vertreten, während in der Kreidezeit namentlich Rotalien, Globigerinen eine sehr bedeutende Rolle spielen, zu denen sich noch eine ausserordentlich grosse Zahl anderer Typen gesellt.

Ausserordentlich merkwürdige Verhältnisse treffen wir bei Beginn der Tertiärzeit; der ältere Theil dieser Formation ist geradezu das Paradies der Foraminiferen, in keiner andern Zeit treten solche Mengen riesengrosser Typen auf wie hier. Vor Allem ist es die Gattung *Nummulites,* deren staunenswerthe Entwicklung schon geschildert wurde; dass aber das ältere Tertiär bedeutender Grössenentwicklung der Foraminiferen überhaupt merkwürdig günstig war, können wir daraus schliessen, dass gleichzeitig mit ihnen noch einige andere Gattungen von bedeutenden Dimensionen, wie *Orbitolites* und *Alveolina,* in grosser Häufigkeit auftreten. Unter den kleineren Formen ist es vor Allem die Familie der Miliolideen, welche ausserordentliche Bedeutung erlangt und deren Schalen namentlich an der Zusammensetzung der marinen Tertiärkalke des Seine-Beckens einen sehr wesentlichen Antheil nehmen, ja man kann sagen, dass das Material zum Baue der Stadt Paris wesentlich von den Miliolideen geliefert ist.

Die jüngere Tertiärzeit schliesst sich in ihren Foraminiferen so vollständig der jetzigen Periode an, dass sie kaum irgend welchen Anlass zu Bemerkungen gibt.

Radiolarien.

Neben den Foraminiferen tritt in den Radiolarien noch eine zweite, höher organisirte Ordnung der Protozoen in fossilem Zustande auf, die sich zwar mit jenen an Bedeutung durchaus nicht messen kann, aber doch nach den neueren Untersuchungen eine sehr viel wichtigere Rolle in den alten Ablagerungen spielt, als man noch vor Kurzem ahnen konnte.

Den Foraminiferen gegenüber zeigen die Radiolarien einen entschiedenen Fortschritt in der Ausbildung der Weichtheile, indem der Sarkodeleib nicht

[1]) Wenigstens in den Ablagerungen, welche älter sind als die weisse Schreibkreide.

mehr eine fast undifferencirte Masse darstellt; es tritt nämlich eine Sonderung in eine sogenannte Centralkapsel ein, welche von einer festen Membran umgeben ist; um diese lagert sich die schleimige Sarkode, welche ebenso wie bei den niedrigeren Protozoen feine Pseudopodien entsendet. Die Mehrzahl der Radiolarien scheidet ein überaus zierliches und regelmässig gebautes Skelet aus, welches entweder die Centralkapsel umgibt oder von dem aus Stäbe in diese eindringen können. Die Gestalt des Skeletes, welches ganz aus reiner, vom Thiere ausgeschiedener Kieselsäure besteht, ist eine überaus mannigfaltige; bald treten einfache Kieselnadeln auf, die von einem Punkte im Innern der Centralkapsel ausstrahlen, bald hohle Kugeln, die aus einem überaus feinen Gitterwerke von reiner Kieselerde bestehen und entweder einzeln oder eine in die andere eingeschlossen und eingekapselt vorkommen. Dazu gesellen sich in ausserordentlicher Verbreitung Gitterglocken, durchbrochene Scheiben, schwammiges Kieselgewebe, kurz eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit von Formen, auf deren Einzelnheiten wir hier allerdings nicht eingehen können. Wir kennen noch viel zu wenig von der allmäligen Entwicklung des Radiolarienstammes, die paläontologische Ueberlieferung ist noch so unvollständig, dass uns die ganze Menge der Arten heute noch so ziemlich als Chaos gegenübersteht, durch welches der leitende Faden dem Paläontologen noch vollständig fehlt. Wohl hat man versucht, eine Stammesgeschichte der Radiolarien einfach nach den lebenden Formen zu entwerfen, aber wir sind noch in keiner Weise im Stande, diesen Hypothesen durch Untersuchung der fossilen Arten Bestätigung oder Widerlegung zu bringen.

Alle Radiolarien sind Bewohner des Meeres, und zwar, wie es scheint, ausschliesslich oder ganz vorwiegend des offenen, küstenfernen Meeres, wo sie schwimmend am Spiegel und in allen Tiefen, sowie am Grunde vorkommen. Vereinzelt finden sich ihre überaus kleinen Gerüste den kalkigen Foraminiferenschalen des Globigerinenschlammes beigemengt, und nur stellenweise besteht in den allergrössten Meerestiefen, in welchen die Kalkschalen vom Wasser aufgelöst werden, der Meeresgrund ganz oder wenigstens zum weitaus grössten Theile aus Radiolarien, einem Radiolarienschlamm, wie er z. B. von der Challenger-Expedition im westlichen Theile des stillen Oceans zwischen den Carolinen und Ladronen in einer Tiefe von 4575 Faden gefunden wurde. Diese Beschränkung auf einzelne Striche ist ziemlich auffallend, und eine hinreichende Erklärung derselben noch nicht gegeben worden.

Aehnliche Verhältnisse scheinen auch früher geherrscht zu haben; aus dem Tertiär, das überhaupt noch keine Tiefseebildungen geliefert hat, fehlen ganz oder vorwiegend aus Radiolarien bestehende Gesteine, solche treten erst in älteren Ablagerungen auf, wo manche Hornsteinablagerungen vollständig aus den zarten Gerüsten dieser Thierchen zusammengesetzt erscheinen, und zwar finden sich diese bezeichnender Weise grösstentheils in Schicht-

systemen, die man auch aus anderweitigen Gründen für Tiefseebildungen halten muss.

Allerdings macht sich dabei ein ähnliches Verhältniss geltend, wie wir es bei den Foraminiferen kennen gelernt haben; in den grösstentheils aus Radiolarien gebildeten Hornsteinen ist die Erhaltung keine sehr günstige, man kann die Exemplare nicht isoliren, sondern deren Anwesenheit und Beschaffenheit nur unter dem Mikroskop im Dünnschliffe erkennen. Weit besser ist die Beschaffenheit der Reste da, wo sie in geringerer Zahl oder nur vereinzelt vorkommen. Aus manchen älteren Kalkgesteinen lassen sie sich durch vorsichtiges Auflösen in Säure gewinnen, in gutem Zustande sind sie ferner merkwürdigerweise in den Koprolithen, den fossilen Kothballen von Fischen und Sauriern; am reichlichsten finden sie sich in losen, sandigen oder mergeligen, häufig eisenschüssigen Gesteinen des jüngeren Tertiär, aus welchem namentlich Ehrenberg, später Stöhr und Andere massenhafte Arten beschrieben haben.[1])

Weitaus die reichhaltigste Fundstelle dieses Alters bilden die jungtertiären Ablagerungen der westindischen Insel Barbados, von welcher Ehrenberg nicht weniger als 278 verschiedene Arten beschrieben hat. Andere Localitäten befinden sich bei Girgenti und Caltanisetta in Sicilien, auf Aegina und Zante in Griechenland, bei Oran in Algerien, auf den Bermudas, an einigen Punkten in den Vereinigten Staaten von Nordamerika, auf den Nikobaren u. s. w.[2])

Lange Zeit, durch etwa 40 Jahre, waren nur diese jungen Vorkommnisse bekannt, und es schien, als ob die Radiolarien sich erst nach der Mitte des Tertiär gezeigt hätten; es war höchst merkwürdig, dass eine grosse Classe so niedrig stehender Formen, die heute so ausserordentlich verbreitet ist, sich so spät gebildet haben sollte; da entdeckte man erst einige wenige ältere Vertreter, und im Verlaufe weniger Jahre zeigte es sich, dass die Radiolarien zu den sehr alten Abtheilungen des Thierreiches gehören, und sie sind jetzt mit Ausnahme des Devon in allen Formationen vom Silur an bekannt. Die ältesten Spuren fand Rothpletz[3]) im silurischen Kieselschiefer von Langenstriegis in Sachsen; nach Shrub-

---

[1]) Vergl. die zahlreichen Arbeiten von Ehrenberg in den Abhandlungen und Monatsberichten der Berliner Akademie; die letzte derselben (Abh. 1875) enthält eine vollständige Zusammenstellung. — Ferner: Stöhr, Die Radiolarienfauna des Tripoli von Grotte, Provinz Girgenti in Sicilien. Palaeontographica, Bd. XXXVI. — Pantanelli, Fauna miocenica a Radiolarie del Appennino settentrionale. Boll. soc. geol. Ital., 1882.

[2]) In der Regel wird unter den anderen auch Ssimbirsk an der unteren Wolga als Fundort jungtertiärer Radiolarien angeführt, doch ist von dort keine tertiäre Meeresbildung bekannt; dagegen steht dort oberer Jura und untere Kreide an, denen daher die Radiolarien angehören dürften. Es wäre dankenswerth, wenn einer der russischen Geologen dieser Frage seine Aufmerksamkeit widmen wollte.

[3]) Rothpletz, Radiolarien, Diatomaceen und Sphaerosomatiten im silurischen Kieselschiefer von Langenstriegis in Sachsen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1880, XXXII, S. 447. — Vermuthlich werden sich unter den undeutlichen Resten der cambrischen

sole finden sie sich in der Kohlenformation, und Rüst hat Reste derselben auch im Perm, der jüngsten unter den paläozoischen Formationen, nachgewiesen.[1]) Aus der oberen Trias von St. Cassian in Tirol hat Gümbel Radiolarien beschrieben[2]) und später sind solche auch aus rhätischen Schichten des Waadtlandes (Schweiz) durch Waters erwähnt worden.[3]) In all' diesen älteren Ablagerungen haben wir es bis jetzt nur mit ganz vereinzelten Vorkommnissen zu thun, in grösserer Menge treten sie uns erst im Jura entgegen, so dass dieser nach dem Tertiär weitaus die grösste Artenzahl geliefert hat. Seitdem Waagen aus den Schwammkalken des oberen Jura von Streitberg in Franken eine einzelne Gitterkugel *(Cenosphaera)* präparirt hat,[4]) haben sich durch die Untersuchungen von Handtken,[5]) Dunikowski,[6]) Pantanelli,[7]) Rüst[8]) und Steinmann[9]) die Funde aus den verschiedensten Ablagerungen der Formation gehäuft, namentlich aber tritt mehr und mehr die Berechtigung der zuerst von Handtken geäusserten Ansicht hervor, dass ein Theil der im alpinen Jura so verbreiteten Hornsteine aus Radiolarienschalen besteht. In der oberen Kreide fand Zittel einige Arten, und seither hat man solche noch an einigen anderen Punkten getroffen.[10]) Im Verlaufe von zehn Jahren hat sich unsere Kenntniss von der geologischen Verbreitung der Radiolarien vollständig geändert, und dieses Beispiel sollten sich diejenigen vor Augen halten, welche in ihren Speculationen der Lückenhaftigkeit der Ueberlieferung keinerlei Rechnung tragen wollen.

In zoologischer Hinsicht ist allerdings der Fortschritt nicht von entsprechender Grösse; die paläontologische Untersuchung all' der fossilen Vorkomm-

---

Kieselschiefer des Fichtelgebirges, welche Gümbel erwähnt (Geognostische Beschreibung des Fichtelgebirges, S. 265), auch Radiolarien finden.

[1]) Neues Jahrbuch, 1886, I, —365—.

[2]) Gümbel, Ueber Foraminiferen-, Ostracoden- und andere mikroskopische Thierüberreste in den Cassianer und Raibler Schichten. Jahrbuch der geolog. Reichsanstalt, 1869, Bd. XIX, S. 175.

[3]) Bull. Soc. Vaud., 1879.

[4]) Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1876, S. 76.

[5]) Verhandlungen der geolog. Reichsanstalt, 1881, S. 21.

[6]) Spongien, Radiolarien und Foraminiferen der unterliassischen Schichten vom Schafberge bei St. Wolfgang. Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. XXXVI.

[7]) I diaspri della Toscanà e i loro fossili. Roma, Academia dei Lincei, Memorie della Classe di scienze fisiche etc., ser. III, vol. VIII, 1879/80.

[8]) Beiträge zur Kenntniss der fossilen Radiolarien in Gesteinen des Jura. Palaeontographica, Bd. XXXI.

[9]) Neues Jahrbuch, 1881, II, —126—.

[10]) Ueber einige fossile Radiolarien aus der norddeutschen Kreide. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1876, S. 75. — Wallich, Note on the detection of Polycystina within the hermetically closed cavities of certain nodular flints. Annals and Magazine of natural history, 1883, Bd. XII, S. 52.

nisse hat keine sehr wesentlich neuen Typen zu Tage gefördert, sie hat noch keinen Einblick in die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse eröffnet, und als einziges Ergebniss von allgemeiner Bedeutung lässt sich aus dem Vergleiche der alten mit den lebenden Radiolarien hervorheben, dass die ersteren nach Rüst im Durchschnitte grösser und derber sind als die letzteren.

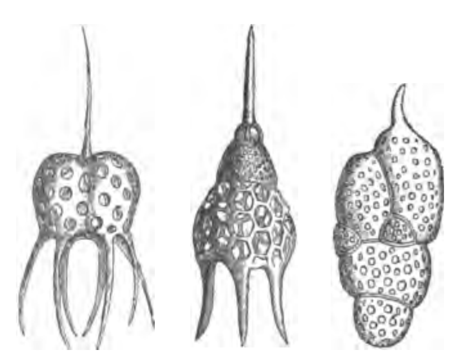


Fig. 34. Verschiedene Radiolarien, nach Zittel.

Auf die Eintheilung der Radiolarien und auf die Merkmale derselben gehen wir daher nicht näher ein, umsoweniger, als selbst die erfahrensten Kenner der lebenden Formen, wie Bütschli, Häckel und Hertwig, in dieser Richtung sehr verschiedener Ansicht sind. Die beigegebenen Abbildungen werden genügen, um eine ungefähre Vorstellung von der Formentwicklung dieser Thiere zu geben (Fig. 34).

3. Capitel. Cölenteraten.

Spongien. — Monactinelliden, Tetractinelliden und Lithistiden. – Hexactinelliden. — Beziehungen der Kieselschwämme untereinander. — Kalkschwämme. — Archäocyathiden. — Korallen. — Tetrakorallier. — Hexakorallier. — Beziehungen der Hexakorallier zu den Tetrakoralliern. — Abtheilungen der Hexakorallier. — Alcyonarier. — Tabulaten. — Hydrozoen. — Graptolithen.

Spongien.

Wenn uns die Protozoen die einfachste und niedrigste Stufe thierischen Baues zeigten, auf welcher noch keine weitgehende Scheidung verschiedener Organe zu beobachten ist, so treffen wir bei dem zweiten der grossen Haupttypen, bei den Cölenteraten, schon auf bedeutendere Entwicklung, auf eine Sonderung von Zellen und Geweben des Körpers, auf eine Scheidung verschieden gearteter und geformter und mit besonderen Lebensverrichtungen betrauter Theile. Als das wichtigste Merkmal, welches der ganzen Abtheilung den Namen gegeben hat, tritt uns das Vorhandensein eines grossen inneren Körperhohlraumes entgegen, welcher bei diesen immerhin noch sehr tief stehenden Geschöpfen Verrichtungen in sich vereinigt, welche bei höheren Thieren von sehr verschiedenen Theilen besorgt werden. Bei diesen letzteren sind der Verdauung, dem Kreislaufe der Säfte, der Athmungsthätigkeit ebensoviele streng voneinander geschiedene Organe gewidmet, bei den Cölenteraten besorgt alle diese Geschäfte in gleicher Weise die grosse Leibeshöhlung, der »Gastrovascularraum«.

Allerdings bleiben nicht alle Angehörigen des Typus auf dieser niedrigen Stufe zurück; bei manchen sehen wir die Sonderung eines Verdauungstractes begonnen, indem der Mund nicht unmittelbar in die Leibeshöhle führt, sondern sich an denselben ein kurzes Magenrohr anschliesst; wir sehen ferner, dass bei vielen der grosse Körperhohlraum durch Falten, welche von der Wandung nach innen einspringen, in Fächer getheilt wird, oder dass Canäle in die Körperwandung eintreten, welche als die erste Anlage zur Entwicklung eines Gefässsystems betrachtet werden können.

Es sind drei Hauptformenkreise von Thieren, welche zu den Cölenteraten gestellt werden: die Seeschwämme oder Spongien, die Polypen, zu welchen

die Korallenthiere gehören, und die Quallen oder Medusen. Jede dieser drei Abtheilungen ist durch eine Reihe von wichtigen Eigenthümlichkeiten gekennzeichnet; während aber Polypen und Quallen ziemlich viel Gemeinsames aufzuweisen haben und namentlich durch die wichtigen Erscheinungen des Generationswechsels miteinander verbunden werden, nehmen die Schwämme eine eigenthümliche Sonderstellung ein. Ihre unregelmässige Gestalt ohne deutlich strahlige oder symmetrische Anordnung, das Fehlen von Fächern in der Leibeshöhle, der Mangel der Nesselzellen, welche bei allen anderen Cölenteraten vorhanden sind, die Poren und Canäle, die eigenthümliche Gestalt der Skeletelemente, endlich das Vorhandensein grosser, nackter, stark individualisirter »amöbenartiger Zellen«, all' das sind wichtige Merkmale, welche den Seeschwämmen zukommen und sie von den höheren Cölenteraten trennen; man kann sich daher kaum der Ansicht verschliessen, dass man mit der Zeit allgemein dahin werde kommen müssen, die Schwämme von den höheren Cölenteraten als einen selbstständigen Typus zu trennen, wie das schon von mancher Seite, z. B. von Huxley und Hyatt vorgeschlagen worden ist.

Die Spongien sind weit niedriger gebaut als die übrigen Cölenteraten, der schwammige Körper besteht zum grössten Theile aus sehr einfachen Zellen ohne umschliessende Membran, welche Fortsätze gleich den Pseudopodien der Protozoen auszusenden und fremde Körper durch Umschliessung in sich aufzunehmen vermögen (amöbenartige Zellen); in Folge dessen wurde lange Zeit hindurch und wird wohl von Manchen auch jetzt noch das, was wir als den Körper eines einfachen Schwammindividuums auffassen, als eine ganze Colonie, als ein aus sehr zahlreichen Individuen bestehender Stock niedrigster Protozoen aufgefasst. Die neueren Untersuchungen, namentlich über die individuelle Entwicklung, haben aber gegen diese Anschauung entschieden und uns in den Schwämmen Thiere kennen gelehrt, welche trotz aller Eigenthümlichkeiten doch wenigstens in dem Besitze eines Gastrovascularraumes mit den höheren Cölenteraten übereinstimmen. Wir finden immer einen einfachen oder etwas complicirteren Körperhohlraum, in dessen Inneres zahlreiche Poren einführen und der ausserdem bald eine, bald mehrere grosse Auswurfsöffnungen besitzt. Solche Individuen treten bald einzeln, bald zu mehreren verwachsen, als Colonien auf und bilden dann oft sehr grosse Stöcke, deren einzelne Angehörige bisweilen in so verwickelter Weise miteinander verschmolzen sind, dass deren Unterscheidung grosse Schwierigkeiten verursacht.

Wenn von Seeschwämmen die Rede ist, so denken wir natürlich zunächst an deren bekanntesten Vertreter, den Badeschwamm und dessen horniges Fasergerüste; was wir aber als »Schwamm« kennen, ist weit davon entfernt, uns das vollständige Thier darzustellen, es ist nur dessen festes Skelet, welches von der weichen Leibesmasse des Thieres, dem »Parenchym« umschlossen, und von diesem ausgeschieden wird, und nur wenige von denen, welche den Schwamm

täglich benützen, würden denselben in frischem Zustande erkennen, wie er als schwärzlicher, schleimiger Körper aus dem Meere kommt.

Für den Paläontologen ist nur Zusammensetzung und Gestalt der Skelettheile von Bedeutung, welche sich bei günstiger Beschaffenheit fossil erhalten können; während manche Formen, die Schleimschwämme oder Myxospongien, der Harttheile ganz entbehren und sich daher fossil niemals erhalten können, hat die grosse Mehrzahl feste Bestandtheile, welche entweder aus einer hornigen organischen Substanz, aus kohlensaurem Kalk oder aus Kieselsäure bestehen. Ebenso sehen wir auch in der Gestalt der Skeletbestandtheile ausserordentlich grosse Unterschiede; bei den Hornschwämmen finden wir unregelmässig faserige Gebilde, die in wirrer Unordnung ineinander verfilzt sind, während bei den Kalk- und Kieselschwämmen überaus zierliche nadelartige Gebilde von grösster Mannigfaltigkeit und oft von mathematischer Regelmässigkeit auftreten. Dabei macht sich häufig ein durchgreifender Unterschied zwischen zweierlei Arten der Harttheile geltend; einerseits treten die grösseren Skeletnadeln auf, welche, bald mehr, bald weniger innig miteinander verbunden, miteinander verwachsen oder verfilzt, das feste und meist auch nach dem Tode des Thieres fest zusammenhaltende Gerüst bilden, andererseits finden wir neben diesem, der Sarkode lose eingelagert, die kleinen Fleischnadeln, welche bei Zerstörung der Weichtheile ausfallen und vereinzelt für sich, oft auch bei fossilen Exemplaren verschwemmt in fremden Schwammkörpern getroffen werden.[1])

Allerdings wurde neuerlich von F. E. Schulze in seinem grossen Werke über die Hexactinelliden der Challenger-Expedition darauf hingewiesen, dass eine solche Scheidung nicht consequent durchführbar und ohne principielle Begründung sei,[2]) doch bleibt bei aller Anerkennung der Berechtigung dieser Einwände die Trennung zwischen Skelet- und Fleischnadeln für den Paläontologen

---

[1]) Dass die Schilderung der Schwämme ganz wesentlich auf den Werken von Zittel beruht, braucht kaum ausdrücklich hervorgehoben zu werden; die hauptsächlichsten allgemeineren Arbeiten von Zittel, welche nicht in jedem einzelnen Falle wieder citirt werden, sind: Zittel, Ueber *Coeloptychium*. Abhandlungen der Münchener Akademie, Cl. II, 1876, Bd. XII, Abth. 3. — Studien über fossile Spongien. Ebenda, Bd. XIII, Abth. 1, S. 1, S. 67; Bd. XIII, Abth. 2, S. 93. — Zur Stammesgeschichte der Spongien. München 1878. — Beiträge zur Systematik fossiler Spongien Neues Jahrbuch für Mineralogie u. s. w., 1877, S. 337; 1878, S. 561. — Zittel, Paläontologie, Bd. I, S. 128. — Ausserdem ist namentlich wichtig: G. J. Hinde, Catalogue of the Fossil Sponges in the geological department of the British Museum, 1883. — Die ältere Auffassung der fossilen Schwämme ist übersichtlich zusammengestellt bei Fromentel, Introduction à l'étude des éponges fossiles. Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie, 1859, XI. — Die Mannigfaltigkeit der äusseren Gestalt ist zur Darstellung gebracht auf den Tafeln von Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. V, Korallen. Leipzig 1877/78.

[2]) F. E. Schulze, Report on the Hexactinellida collected by H.M.S. Challenger during the years 1873—1876. Challenger-Bericht, Bd. XXI.

praktisch so wichtig und nützlich, dass ich dieselbe, dem Vorgange von Carter und Zittel folgend, beibehalte.

Während die Beschaffenheit der Skeletelemente nach Gestalt und Zusammensetzung grosse Beständigkeit zeigt und, wie wir sehen werden, für die Kenntniss der Verwandtschaftsverhältnisse die besten Dienste leistet, ist die äussere Gestalt im höchsten Grade schwankend und innerhalb einer Gattung, ja oft innerhalb einer und derselben Art den bedeutendsten Abweichungen unterworfen; wohl gibt es gewisse Gruppen, welche auch in dieser Richtung sich sehr gleich bleiben, wie *Coeloptychium, Euplectella* und andere, aber weit

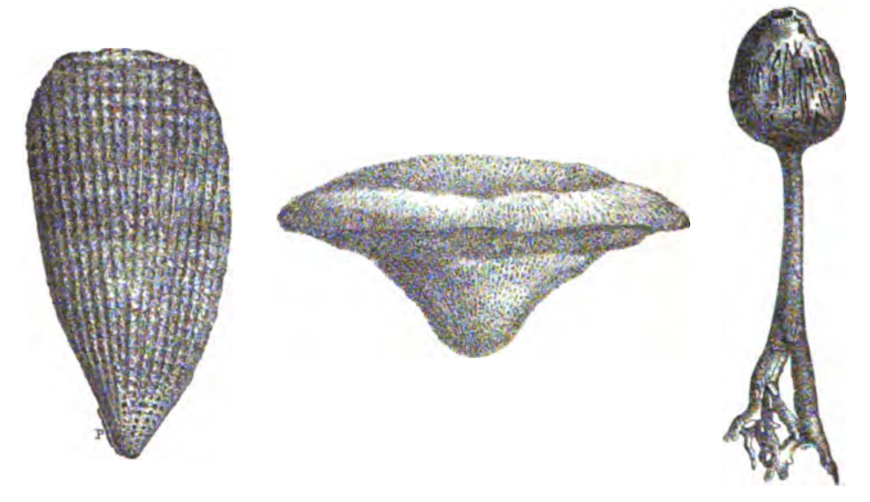


Fig. 35. Verschiedene Typen fossiler Kieselschwamme aus Jura und Kreide. Verkleinert, nach Quenstedt.

häufiger treffen wir grosse Veränderlichkeit in Grösse und Umriss. Becherförmige bis cylindrische oder napfförmige Körper sind sehr häufig, auch kugelige oder knollige Gestalten oder baumartig verzweigte Gebilde kommen vor, während manche Gattungen, wie die pilzförmigen Cöloptychien, sehr abweichende und auffallende Form zeigen (Fig. 35). Viele Schwämme zeigen, abgesehen von den feineren Poren, ein eigenthümliches Canalsystem, welches bald aus einfach radialen Röhren besteht, die von dem Gastrovascularraum nach aussen verlaufen, bald verwickeltere Bildung zeigt.

Bei der Eintheilung der fossilen Schwämme war bis vor Kurzem fast nur die äussere Gestalt und die Beschaffenheit der Oeffnungen, welche in das Innere führen und etwa noch der Verlauf der Canäle ausschlaggebend, während der chemischen Zusammensetzung und Gestalt der Skeletelemente fast gar kein Werth beigelegt wurde. Es wurde auf diese Weise ein ziemlich verwickeltes, aber durchaus unnatürliches System aufgebaut, welches in der buntesten Weise Verwandtes trennte und Verschiedenartiges vereinigte, und erst in den letzten

Jahren hat, namentlich durch die Arbeiten von Zittel, eine naturgemässe Anordnung platzgegriffen, welche sich in erster Linie auf die Beschaffenheit der Skeletelemente, nebenbei auf den Verlauf der Canäle stützt. Schon lange waren die Zoologen den Paläontologen in dieser Beziehung vorangegangen, allein es waren Hindernisse ganz eigenthümlicher Art, welche geraume Zeit hindurch eine richtige Auffassung der fossilen Vertreter erschwerten.

Die eine Schwierigkeit, welche auf diesem Gebiete vorhanden war, bestand darin, dass man lange Zeit hindurch nicht oder nur äusserst unvollkommen mit denjenigen Gruppen lebender Spongien bekannt war, welche den ganz überwiegend häufigen und verbreiteten Vertretern der Classe aus der Vorzeit am nächsten stehen und deren Verständniss eigentlich erst ermöglichen. Es sind das die zwei grossen Abtheilungen der Kieselschwämme, welche man mit den Namen der Hexactinelliden und Lithistiden bezeichnet, fast durchgehends Bewohner grösserer Meerestiefen und darum für den Menschen schwer erreichbar. So kam es, dass man lange nur einige wenige und zufällig sehr abweichende Gattungen dieser Kieselschwämme, z. B. *Euplectella* und *Hyalonema* kannte, und erst durch die neueren Schleppnetzuntersuchungen in den grösseren Tiefen hat man gefunden, dass hier ein ganzes Heer von Angehörigen dieser Gruppen lebt.

Mit dem Bekanntwerden dieser Vorkommnisse erhielt man die nöthigen Vergleichspunkte für die Beurtheilung der fossilen Verwandten, aber noch lag ein zweites Hinderniss vor in dem Erhaltungszustande der letzteren. Man hatte gefunden, dass bei den lebenden Spongien die chemische Zusammensetzung der Skeletelemente ein Merkmal allerersten Ranges darstellt, und dass bestimmte Gestaltung unabänderlich auch an eine bestimmte Zusammensetzung der Nadeln geknüpft sei. Als man nun aber mit der Untersuchung der fossilen Formen begann, schienen hier durchaus andere Verhältnisse zu herrschen. Man fand, dass Typen mit ganz übereinstimmendem Nadelbaue oft kalkig, oft überaus zart kieselig seien, so dass es im letzteren Falle möglich wird, durch Wegätzung und Auflösung des kalkigen Umhüllungsgesteines die zartesten Skelete in unübertrefflicher Erhaltung blosszulegen. In wieder anderen Fällen endlich ist der ganze Schwammkörper in eine rohe Kieselmasse umgewandelt, die keine Spur von Structur mehr erkennen lässt.

Vergleicht man nun damit, z. B. mit den Vorkommnissen aus den oberjurassischen Schwammkalken Schwabens oder Frankens, die anderen mitvorkommenden Versteinerungen, so findet man bei solchen genau dieselben Verhältnisse, und zwar bei Formen, welche unbestreitbar ursprünglich kalkige Schale besassen, z. B. bei Brachiopoden. Es lag also nichts näher als der Schluss, dass auch die Schwämme ursprünglich kalkiges Gerüste besassen und erst nachträglich einem bald feineren, bald gröberen Verkieselungsvorgange unterworfen wurden. Dabei stimmte aber der Bau des Gerüstes mit demjenigen

lebender Kieselschwämme aufs Beste überein, und so stand man denn vor einem unerwarteten Widerspruche, und man konnte sich lange Zeit nicht darüber einigen, ob die fossilen Formen Horn-, Kalk- oder Kieselschwämme seien. Es bedurfte vieler Untersuchungen, um die Ueberzeugung zu gewinnen, dass die chemischen Vorgänge in diesen Gesteinen weit verwickelterer Natur seien, als man zuerst annahm, dass in derselben Schicht einem kieseligen Reste seine Kieselsäure entzogen und an ihrer Stelle kohlensaurer Kalk abgelagert werden könne und umgekehrt, und so kam man zu dem Ergebnisse, dass diejenigen Typen, welche heute kieseliges Gerüste haben, es auch in der Vorzeit besassen, und dass den heutigen Kalkschwämmen verwandte Formen auch damals mit Kalknadeln ausgerüstet waren, und so war die Grundlage zu einer richtigen Beurtheilung gegeben.[1])

---

[1]) Die Hauptabtheilungen der Spongien sind:

I. Myxospongien. Ohne alle Harttheile.

II. Ceraospongien. Skelet aus Hornfasern zusammengesetzt.

III. Monactinelliden. Skelet aus Hornfasern mit eingelagerten einaxigen Kieselnadeln, oder nur aus diesen letzteren bestehend.

IV. Tetractinelliden. Skelet aus regelmässig vierstrahligen Kieselnadeln bestehend.

V. Lithistiden. Skelet sehr fest, steinartig, aus unregelmässig vierstrahligen oder ästigen, oft mit knorrigen Ausläufern versehenen Kieselelementen aufgebaut, welche nicht miteinander verwachsen sind.

1. Tetracladinen. Skeletelemente vierstrahlig, die vier Strahlen an den Enden verästelt.

2. Megamorinen. Skeletelemente gross, glatt gebogen, unregelmässig ästig oder nur an den Enden gegabelt.

3. Rhizomorinen. Skeletelemente klein, unregelmässig ästig, überall mit wurzelartigen oder knorrigen Ausläufern Faserzüge bildend.

4. Anomocladinen. Skeletelemente unregelmässig vierstrahlig, Aeste in wechselnder Zahl von einem verdickten Knoten ausgehend, am Ende vergabelt; Endfasern setzen sich an die Centralknoten benachbarter Elemente an, wodurch ein festes, engmaschiges Gitterwerk erzeugt wird.

VI. Hexactinelliden. Skelet kieselig, aus sehr regelmässigen sechsstrahligen Nadeln gebildet, deren Strahlen unter rechten Winkeln zusammenstossen.

1. Dictyoninen. Skelet aus einem zusammenhängenden Gitterwerk bestehend, welches dadurch entsteht, dass jeder Arm eines Sechsstrahlers sich an den Arm eines benachbarten anlegt, wobei beide von einer gemeinsamen Kieselhülle umschlossen werden.

2. Lyssacinen. Skeletelemente nur durch die Sarkode zusammengehalten oder (seltener) in unregelmässiger Weise durch plattige Kieselsubstanz verkittet.

3. Receptaculitiden. Mit nur einer Schicht von Nadeln, an welchen der nach aussen gerichtete Strahl in eine rautenförmige oder sechseckige Tafel umgewandelt ist; die einzelnen Tafeln stossen unmittelbar aneinander und bilden eine zusammenhängende Decke.

VII. Calcispongien. Skelet kalkig, aus regelmässigen Nadeln zusammengesetzt, deren Grundform ein regulärer Dreistrahler ist.

1. Pharetronen. Dickwandig, Skeletnadeln zu anastomosirenden Faserzügen vereinigt.

2. Leuconen. 3. Asconen, 4. Syconen fossil nicht sicher bekannt. (Mit einigen Aenderungen und starken Kürzungen, nach Zittel.)

Reste von Spongien liegen schon aus sehr alten Ablagerungen vor, und sie gehören mit zu den ältesten Thierresten, die wir überhaupt kennen, indem uns Spuren schon in der cambrischen Formation entgegentreten, und zwar in einer ziemlich alten Abtheilung derselben, in der durch das Vorkommen der Trilobitengattung *Paradoxides* ausgezeichneten Menevian-Gruppe von Wales. Von da an fehlen Vertreter der Classe keiner der grossen Hauptabtheilungen der geologischen Reihenfolge, wobei allerdings ihre Verbreitung eine überaus ungleichmässige ist. Die Kieselschwämme, welche weitaus am wichtigsten sind, fehlen in der Jetztwelt dem seichten Wasser ganz, sie finden sich dagegen in mittleren und grossen Meerestiefen bis zu etwa 2900 Meter und treten am stärksten da auf, wo weisser Globigerinenschlamm den Grund bildet. Allein sie kommen nicht überall gleichmässig vor, an manchen Stellen scheinen sie ganz zu fehlen, während sie an anderen dafür in solcher Menge vorhanden sind, dass ein einziger Schleppnetzzug gelegentlich über 100 Exemplare einer grossen Form zu Tage brachte. Aehnlich scheint es sich auch in der Vorzeit verhalten zu haben. Aus dem Tertiär, das fast gar keine Tiefseebildungen geliefert hat, kennen wir Kieselschwämme nur sehr wenig, gut erhaltene Exemplare liegen bisher nur von Oran in Algerien und in geringer Zahl aus der Gegend von Bologna vor. Aber auch von allen älteren Ablagerungen sind nur die obere Kreide von Mitteleuropa und der obere Jura in Süddeutschland und der Schweiz durch das Vorkommen einer sehr reichen Fauna von Kieselschwämmen ausgezeichnet, aus allen anderen Schichten kennen wir sie nur ganz vereinzelt, verhältnissmässig noch am besten aus dem Silur, während z. B. Perm- und Triasformation noch gar keine Kieselschwämme geliefert haben. Natürlich dürfen wir nicht etwa annehmen, dass überhaupt nur während des oberen Jura und der oberen Kreide zahlreiche Formen dieser Gruppe gelebt haben, sondern wir haben es nur mit einer jener Zufälligkeiten in der Erhaltung alter Faunen zu thun, wie sie uns in der Geschichte der Lebewelt so überaus häufig begegnen. Kieselschwämme haben gewiss seit frühester cambrischer Zeit immer an den ihnen zusagenden Standorten in Menge gelebt, aber nur aus wenigen Abschnitten sind uns Ablagerungen dieser Art erhalten oder bekannt.

Natürlich ist diese Art der Ueberlieferung für das Verständniss der Stammesgeschichte im höchsten Grade hinderlich; die tertiären Formen sind noch sehr wenig untersucht, und so liegen uns denn aus der Jetztzeit, aus der oberen Kreide und aus dem oberen Jura drei grosse Faunen von Kieselschwämmen vor, die aber zeitlich so weit auseinander liegen, dass wir in der Regel nur wenige Stammlinien von der einen zur andern verfolgen können, und noch grösser ist die Kluft zwischen den Vorkommnissen des Jura und den wenigen Vertretern aus paläozoischer Zeit. Dazu gesellt sich noch ein anderer sehr ungünstiger Umstand: für die Kennzeichnung der kleineren Gruppen unter den Kieselschwämmen und namentlich unter den so wichtigen Hexactinelliden der

Jetztzeit verwendet die Zoologie in hervorragendem Maasse die Gestalt der winzigen »Fleischnadeln«, welche in der Sarkode eingebettet liegen, und man kann nicht verkennen, dass sie in der That ganz vortreffliche Anhaltspunkte zur Ermittlung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse bilden. Bei den fossilen Exemplaren fehlt uns dieses Hilfsmittel, beim Zerfallen der Weichtheile nach dem Tode des Thieres fallen die Fleischnadeln aus, sie werden verschwemmt und gerathen zwischen die Skeletnadeln anderer Schwämme, so dass man oft in einem Schwamme Fleischnadeln von einem halben Dutzend verschiedener Gattungen findet. So kommt es, dass wir zwar eine Menge fossiler Kieselschwämme ihrem Baue nach recht gut kennen, über ihren Zusammenhang aber wenig wissen und auch vorläufig wenig Aussicht haben, einen befriedigenden Ueberblick über die paläontologische Entwicklung der ganzen Abtheilung zu erhalten.

Nicht besser steht es bei den Kalkschwämmen, von welchen wir nur eine Ordnung, die ausgestorbenen Pharetronen, mit Sicherheit fossil kennen, während die drei jetzt lebenden Gruppen der Asconen, Leuconen und Syconen, wohl ihres sehr zarten Baues wegen, bisher aus älteren Ablagerungen wenigstens nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden konnten. Die Pharetronen und die Kieselschwämme schliessen sich in ihrem Vorkommen meistens aus; an Orten und in Ablagerungen, welche reichliche Reste der einen Abtheilung enthalten, fehlt in der Regel die andere oder ist wenigstens selten; gemeinsam aber ist beiden das ziemlich zerstreute Vorkommen, so dass es bei den Pharetronen ebensowenig als bei jenen gelingt, irgend welche grössere Stammreihen paläontologisch zu verfolgen, zumal da hier auch der Erhaltungszustand ein verhältnissmässig ungünstiger ist. Die Kalknadeln lassen sich niemals so prächtig durch Säure aus dem Gesteine befreien wie die Kieselnadeln, und auch ausserdem haben die einzelnen Skeletelemente durch den Versteinerungsprocess an Deutlichkeit verloren und gelitten, so dass es auch durch Herstellung von Schliffen nur selten gelingt, sich ein ganz klares Bild zu verschaffen. Wir werden uns daher, da es doch nicht gelingt, einen tieferen Einblick zu gewinnen, bei der Betrachtung der Spongien ziemlich kurz fassen.

Monactinelliden, Tetractinelliden und Lithistiden.

Man unterscheidet in der Jetztwelt zunächst Schleimschwämme oder Myxospongien, welche gar keine Harttheile besitzen und sich darum auch nicht fossil erhalten; nicht viel besser verhält es sich mit den Ceraospongien oder Hornschwämmen, deren Gerüst nur aus einem Gewebe innig ineinander verfilzter Hornfasern besteht und deren Hauptvertreter der Badeschwamm ist; auch diese werden in der Regel zerstört, ohne eine Spur zu hinterlassen. Wohl kennt man einige schlecht und undeutlich erhaltene Körper, die oberflächlich

Faserzüge aber im Innern im Schliffe keine Spur von Nadeln oder anderen mineralischen Gebilden erkennen lassen *(Spongia saxonica* aus der oberen Kreide, *Rhizocorallium jenense* aus dem Muschelkalke), und von welchen man daher vermuthet, dass sie Hornschwämme darstellen, ohne dass allerdings ein sicherer Beweis dafür vorhanden wäre.

Auf der Grenze zwischen hornigen und kieseligen Schwämmen steht die Ordnung der Monactinelliden, welche in der That beide Gruppen miteinander verbindet; bei einem Theile derselben sind noch Hornfasern in reichlichem Maasse vorhanden, es finden sich aber auch stets einaxige Kieselnadeln eingeschlossen; diese nehmen bei anderen Formen zu, die Hornfasern treten mehr und mehr zurück, bis endlich nur mehr die Nadeln vorhanden sind. Es wird daher auch angenommen, dass Monactinelliden und Hornschwämme in genetischem Zusammenhange stehen, und namentlich F. E. Schulze vertritt die Ansicht, dass letztere sich aus den ersteren durch allmäligen Schwund der Kieselnadeln und Entwicklung der Hornfasern entwickelt haben;[1]) eine sehr wahrscheinliche, aber für uns auf paläontologischem Gebiete natürlich uncontrolirbare Annahme.

Die Beschaffenheit der Monactinelliden ist ebenfalls der Erhaltung versteinerter Reste wenig günstig, da die einaxigen Nadeln nicht eng miteinander verbunden sind und nach dem Tode des Thieres leicht auseinanderfallen; solche vereinzelte Theile hat man an mehreren Punkten vom Silur an gefunden[2]) und treten namentlich in der oberen Kreide etwas zahlreicher auf; zusammenhängende Reste sind sehr spärlich. Immerhin bedarf die Bestimmung vereinzelter Nadeln als hieher gehörig grosser Vorsicht, da auch unter den Fleischnadeln anderer Schwammgruppen einaxige Nadeln auftreten und daher eine Verwechslung nicht ausgeschlossen ist; trotzdem kennt man die Monactinelliden mit Sicherheit seit silurischer Zeit. Zu den Resten solcher sind auch die bekannten Gänge zu rechnen, welche bohrende Schwämme aus der Gattung *Cliona (Vioa)* in den Gehäusen von marinen Schnecken und Muscheln anlegen, und welche man ebenso wie in recenten auch in Gehäusen des Tertiär, der Kreide, des Jura (und des Silur?) findet.

Zu den Monactinelliden gehört auch die einzige Spongiengattung, welche heute nicht im Meere, sondern im süssen Wasser lebt, und Nadeln dieser selben Gattung *Spongilla* werden aus den jurassischen Süsswasserschichten der Purbeckstufe erwähnt,[3]) und nach Carter sollen sie auch in Franken in den

---

[1]) F. E. Schulze, Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden. Abhandl. der Berliner Akademie, 1887.

[2]) Für die geologische Verbreitung der Schwämme vergl. ausser den Arbeiten von Zittel namentlich: G. Jennings Hinde, Catalogue of the Fossil Sponges in the geological department of the British Museum. London 1883.

[3]) Young in Geological Magazine, 1878, ser. 2, vol. V, pag. 220.

Diluvialbildungen des Altmühlthales vorkommen.[1]) Allerdings müssen sich gerade in dem letzteren Falle einige Bedenken regen; die Altmühl fliesst durch ein Gebiet, welches zum grossen Theile aus Schwammkalken des oberen Jura besteht, und es drängt sich daher der Gedanke auf, dass es sich um verschwemmte Fleischnadeln von Meeresschwämmen aus dem Jura handeln könnte.[2])

Auch die Familie der Tetractinelliden mit vierstrahligen Kieselnadeln (Fig. 36) zeigt so wenig Zusammenhalt der einzelnen Skeletelemente bei den verschiedenen Formen, dass die Erhaltung vollständigerer Exemplare zu den seltenen Ausnahmen gehört. Dagegen kommen aus dem Zusammenhange gelöste Vierstrahler in manchen Ablagerungen in überaus grosser Menge zusammengehäuft vor, namentlich in der Kreideformation, doch finden sie sich in geringerer Menge auch in anderen Formationen, im Kohlenkalke, Jura und älteren Tertiär und sind in der Jetztwelt in einer Reihe von Gattungen vertreten. Jedenfalls aber sind die Tetractinelliden unter allen grösseren Abtheilungen der Kieselschwämme diejenige, welche uns fossil zuletzt entgegentritt; während uns Hexactinelliden schon aus der cambrischen, Monactinelliden und Lithistiden aus der silurischen Formation bekannt sind, können wir die Spuren von Vierstrahlern nur bis in die Kohlenformation zurückverfolgen; allerdings ist darin kein entscheidender Beweis gegeben, dass sie nicht schon früher gelebt haben, ihre Vierstrahler können noch in weit älteren Schichten gefunden werden. Immerhin müssen wir dieses Verhältniss hervorheben, weil Carter, Döderlein, O. Schmidt und F. E. Schulze aus morphologischen Gründen die Tetractinelliden als die Grundform betrachten, aus welchen sich verschiedene andere Spongien und namentlich die Lithistiden entwickelt haben;[3]) aber so plausibel auch die für diese Auffassung angeführten Gründe erscheinen, so legt uns doch das geologische Vorkommen Zurückhaltung gegen diese Ansicht auf, und wir werden noch weiterhin Thatsachen kennen lernen, welche derselben nicht günstig sind.

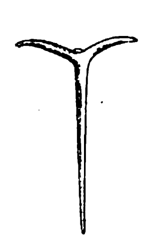


Fig. 36. Tetractinellidennadel. Vergrossert, nach Zittel.

Dass ein inniger verwandtschaftlicher Zusammenhang zwischen Tetractinelliden und Lithistiden besteht, kann allerdings in keiner Weise bezweifelt werden; die grosse Familie der Lithistiden oder Steinschwämme, welche seit der silurischen Zeit stets eine Hauptrolle unter den Kieselspongien

---

[1]) Annals and Magazine of Natural History, 1883, Bd. XII, S. 329.

[2]) Dornige, einaxige Nadeln, wie sie von hier und aus den Purbeckschichten als Spongillenreste beschrieben worden sind, kommen auch in marinen Ablagerungen vor. Vergl. z. B. Zittel, Paläontologie, Bd. I, S. 135, Fig. 14. — Zittel, Ueber *Coeloptychium*. Abhandl, der Münchener Akademie, 1876, Bd. XII, Taf. 5, Fig. 13, 14.

[3]) Döderlein, Studien an japanischen Lithistiden. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 1884, Bd. XL, S. 99. — F. E. Schulze a. a. O.

gespielt hat, ist schon äusserlich durch das feste, steinartige Gefüge des Skeletes ausgezeichnet. Dieses letztere besteht aus mehr oder weniger unregelmässig gestalteten Stücken, welche in ihrer Grundform wesentlichen Verschiedenheiten unterworfen sind; während nämlich bei sehr vielen der vierstrahlige Typus der Nadeln in grösserer oder geringerer Deutlichkeit hervortritt, zeigen andere sehr abweichenden Bau, so dass die Zusammengehörigkeit all' dieser Formen wenigstens für den ersten Blick etwas fraglich erscheint. Allerdings sind diese Formen durch übereinstimmende Tracht der äusseren Erscheinung, sowie in der Ausbildung der Skelettheile dadurch miteinander verbunden, dass die Nadeln sich an ihren Enden verästeln oder ihrer ganzen Länge nach mit knorrigen oder wurzelartigen Ausläufern versehen sind. Zu den eigentlichen Skeletnadeln gesellen sich noch sehr mannigfache »Oberflächennadeln«, welche oft eine äussere Deckschicht bilden oder auch zwischen den Skeletnadeln stecken, aber bei fossilen Stücken nur selten erhalten sind; sie bestehen aus sogenannten Gabelankern, deren Schaft nach innen gerichtet ist, ferner aus einfachen Stäben, aus runden oder gezackten Scheiben u. s. w. Endlich finden sich in der Sarkode noch sehr kleine, einaxige Stabnadeln.

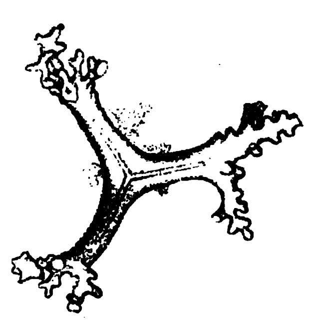


Fig. 37. Skeletnadel einer Tetracladine. Stark vergrössert, nach Zittel.

Unter den vier Familien, in welche Zittel die Lithistiden eintheilt, den Tetracladinen (Fig. 37), Rhizomorinen, Megamorinen und Anomocladinen, stehen die zuerst genannten der eben besprochenen Ordnung der Tetractinelliden durch den meist deutlich vierstrahligen Bau der Nadeln entschieden am nächsten, lassen sich aber immerhin, abgesehen von manchen anderen Unterschieden, durch die wurzelartigen oder knorrigen Endigungen der einzelnen Nadeläste sehr leicht unterscheiden.

Vollständig typische Vertreter der Tetracladinen mit deutlich vierstrahligen Nadeln treten zum ersten Male in der oberen Kreide auf und zu ihnen gehören hier einige der wichtigsten und häufigsten Spongien dieser Formation, wie *Siphonia, Jerea, Phymatella* und zahlreiche andere, und von da setzen sich dieselben bis in die Jetztzeit fort; aus Jura, Trias und Perm fehlt jede Spur, dagegen treten vereinzelt in der Kohlenformation, in ziemlicher Zahl im Silur[1]) wieder Formen auf wie *Aulocopium, Aulocopina, Silurispongia,* sowie die sehr

[1]) Vielleicht gehört hieher auch aus dem unteren Devon der Rheinlande *Lodanella mira* Kayser (Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft 1885, S. 267), welche nach Steinmann (Neues Jahrbuch für Mineralogie u. s. w., 1886, I, —364—) in ihrem Canalsystem ein Bindeglied zwischen *Astylospongia* und *Aulocopium* einerseits und den jüngeren Lithistiden andererseits darstellt.

abweichende *Hindia*[1]) auf, welche nach den Nadeln ihres Gerüstes zu den Tetracladinen gestellt werden müssen, und es ist daher sicher anzunehmen, dass sie auch in den zwischen Kohlenkalk und oberem Jura gelegenen Formationen nicht gefehlt haben werden.

Sehr bemerkenswerth ist der Umstand, dass bei den paläozoischen Vertretern der Tetracladinen die Nadeln nicht typisch entwickelt und weit weniger regelmässig vierstrahlig gebaut sind als bei den späteren Angehörigen der Gruppe aus der oberen Kreide und der Jetztzeit; bei *Aulocopium* tritt diese Unregelmässigkeit deutlich hervor,[2]) und bei *Hindia* ist der vierte Strahl stets verkümmert und scheint auch oft ganz zu fehlen. Es ist dieses Verhältniss aus dem Grunde von Wichtigkeit, weil die Ansicht ausgesprochen worden ist, dass die Lithistiden sich aus den Tetractinelliden entwickelt haben (vergl. oben), und man müsste daher gerade bei den ältesten Lithistiden und besonders bei den altpaläozoischen Tetracladinen die entschiedenste Annäherung an den regelmässigen Vierstrahler, an den »spanischen Reiter«[3]) erwarten, während in Wirklichkeit gerade das Gegentheil stattfindet. Es liegt allerdings darin kein ganz entschei-

---

[1]) Die Stellung von *Hindia* ist sehr verschieden beurtheilt worden, und man hat diese Gattung abwechselnd bei den Megamorinen, Anomocladinen und Tetracladinen untergebracht. Gegen die erstere Ansicht spricht sehr entschieden die regelmässige Gestalt der Skeletelemente, und dieses Merkmal lässt auch die Zutheilung bei den Anomocladinen als unrichtig erscheinen, zumal auch die Verbindung der Nadeln untereinander einen ganz eigenthümlichen Typus zeigt, indem sich die Endfasern einer Nadel weder mit denjenigen der Nachbarnadel vereinigen, noch sich an deren Mittelknoten anlegen, sondern die Wurzelfasern eines Nadelarmes legen sich an die Mitte des Nadelarmes eines benachbarten Elementes an. Diese Art der Verbindung weicht auch von der bei den Tetracladinen üblichen bedeutend ab, während in anderen Punkten zu dieser Gruppe entschieden die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen vorhanden sind. In Folge dessen reihe ich *Hindia* vorläufig an die Tetracladinen an, ohne sie als dieser Gruppe zugehörig zu betrachten. *Hindia* scheint der einzige bis jetzt bekannte Vertreter einer selbstständigen Familie der Lithistiden zu sein, welche den vier näher bekannten sich als fünfte anreiht. Wenn ich es unterlasse, eine solche Familie hier aufzustellen, zu benennen und zu charakterisiren, so geschieht dies einerseits darum, weil ich *Hindia* nicht aus eigener Anschauung kenne, und weil es mir andererseits gerade in diesem Falle besonders bedenklich schiene, aus der Beschaffenheit einer einzigen, offenbar sehr stark differencirten Gattung die Merkmale einer ganzen Familie ableiten zu wollen. Bei dem grossen Eifer, mit welchem die Untersuchung der Kieselschwämme betrieben wird, ist die baldige Auffindung anderer verwandter Typen sehr wahrscheinlich, und dann wird man mit weit grösserer Sicherheit an die bezeichnete Aufgabe schreiten können. — Ueber *Hindia* vergl. namentlich: Rauff, Ueber die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Spongien und speciell über die Gattung *Hindia* Duncan. Verhandl. des naturwissenschaftl. Vereins für die Rheinlande und Westphalen, 1886, Sitzungsberichte, S. 163. — G. Jennings Hinde, On the Genus *Hindia* Duncan and the Name of its Typical Species. Annals and Magazine of Natural History, 1887, Jännerheft, pag. 67.

[2]) Vergl. Zittel, Paläontologie, I, S. 160.

[3]) Vergl. oben die Abbildung von *Thetyopsis Steinmanni*, S. 220, Fig. 36.

dender Beweis, es können die von der Theorie geforderten Formen noch in cambrischen oder silurischen Schichten gefunden werden; allein nach dem, was man heute über das geologische Vorkommen versteinerter Schwämme weiss, muss man diese Auffassung für unwahrscheinlich halten, und man sollte eher umgekehrt eine Abstammung der Tetractinelliden von den Lithistiden (Tetracladinen) annehmen.

Die Nadeln von *Aulocopium* erinnern durch ihre unregelmässige Gestalt und durch die starke Entwicklung der wurzelartigen Fasern einigermassen an die zweite Abtheilung der Lithistiden, an die Rhizomorinen, mit ganz unregelmässig ästigen Nadeln, welche überall mit einfachen oder zusammengesetzten wurzelartigen Ausläufern besetzt sind; die Skeletelemente sind zu wirren Faserzügen angeordnet oder locker miteinander verflochten (Fig. 38). Aus paläozoischen oder triadischen Ablagerungen sind diese Formen noch nicht bekannt, sie treten zuerst, und zwar in ungeheurer Menge im oberen Jura auf, wo manche Gattungen wie *Cnemidiastrum, Hyalotragos, Platychonia* namentlich in Franken, Schwaben und in der Schweiz in ungeheurer Häufigkeit die Kalke erfüllen. Nach der grossen Lücke, welche die untere Kreide in der Aufeinanderfolge der Kieselschwämme bezeichnet, kehren die Rhizomorinen wieder[1]) und leben auch in unseren jetzigen Meeren; in der oberen Kreide sind namentlich *Chonella, Seliscothon, Chenendropora, Verruculina, Stichophyma* und andere sehr verbreitet, wie denn überhaupt die Rhizomorinen hier eine ganz ausserordentliche Mannigfaltigkeit entwickeln. Der Unterschied zwischen jurassischen und cretacischen Rhizomorinen ist übrigens sehr bedeutend, nicht eine einzige Gattung kommt beiden Abtheilungen gemeinsam zu, ja der Gegensatz erstreckt sich so weit, dass man sogar wichtige Merkmale angeben kann, durch welche sich die Vertreter der Familie aus dem Jura durchgreifend von denjenigen aus der oberen Kreide (und der Jetztzeit) unterscheiden. Bei jenen sind die Skeletkörperchen von regelmässigerem, einfacherem Baue, weniger verzweigt und mit einer geringeren Zahl von Wurzelausläufern ausgestattet, die Merkmale der Rhizomorinen sind noch nicht so extrem ausgebildet, die Verwandtschaft zu anderen Lithistiden eine nähere als bei den jüngeren Formen; auch ist bei den älteren nur ein einfacher, bei den jüngeren ein verzweigter Axencanal in den Nadeln vorhanden.

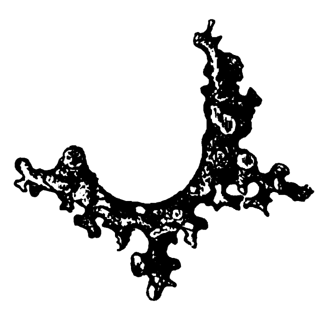


Fig. 38. Rhizomorinennadel. Stark vergrössert, nach Zittel.

[1]) Hieher gehören nach Zittel vermuthlich auch manche der ungenügend bekannten Lithistiden aus dem Miocän von Oran in Algerien. Vergl. Pomel, Paléontologie ou description des animaux fossiles de la province d'Oran. Oran 1872. (War mir nicht zugänglich.)

Eine sehr stark abweichende kleine Gruppe mit grossen, glatten (der Wurzelausläufer entbehrenden), unregelmässig verästelten oder nur am Ende gegabelten Skeletnadeln, die nur einen einfachen Axencanal enthalten, bilden die Megamorinen (Fig. 39), welche ebenfalls vom oberen Jura bis in die Jetztzeit reichen. In der Jetztzeit sind sie durch die sehr aberrante Gattung *Lyidium* vertreten, eine Form mit sehr grossen Nadeln, etwas zahlreicher ist die Vertretung in der oberen Kreide, während der Jura weniger Vertreter geliefert hat als diese. Auch hier lässt sich, wie Zittel hervorhebt, deutlich erkennen, dass die älteren Formen den Charakter der Familie weniger rein und stark ausgeprägt an sich zeigen, als die jüngeren, dass also die Differencirung im Laufe der Zeit erheblich zugenommen hat.



Fig. 39. Megamorinennadel. Stark vergrössert, nach Zittel.

Vergleicht man z. B. die Nadeln eines jurassischen Megamorinen, von *Megalithista foraminosa* aus Nattheim, so ist die Aehnlichkeit mit einer der älteren Rhizomorinenformen weit grösser als bei den Arten der Kreideformation oder gar bei *Lyidium*.

Die Anomocladinen, welche die vierte Hauptabtheilung der Lithistiden darstellen, bieten der Untersuchung grosse Schwierigkeit, sie sind aber auch in vieler Beziehung von sehr grossem Interesse. Zittel fasste zuerst eine Anzahl oberjurassischer Lithistiden unter diesem Namen zusammen, später wurden verwandte Reste von Hinde aus der oberen Kreide nachgewiesen, ein lebender Vertreter wurde von O. Schmidt unter dem Namen *Vetulina stalactites* beschrieben und von Sollas in eingehender Weise studirt. Während so die geologische Verbreitung derartiger Formen in immer jüngeren Perioden nachgewiesen wurde, erweiterten die Untersuchungen von Zittel, Martin und Hinde unsere Kenntniss ihres Vorkommens in sehr alten Ablagerungen, indem sie in den silurischen Gattungen *Astylospongia, Palaeomanon, Protachilleum,* welche früher für Hexactinelliden gehalten worden waren, den charakteristischen Nadelbau der Anomocladinen erkannten.[1])

[1]) Vergl. für die Anomocladinen ausser den schon früher genannten Werken von Zittel und Hinde: O. Schmidt, Die Spongien des Meerbusens von Mexico, 1879. — W. J. Sollas,

Bei der ersten Untersuchung der jurassischen Anomocladinen (Fig. 40), wie *Cylindrophyma, Lecanella, Melonella, Mastosia,* hatte Zittel die Skeletelemente beschrieben als »aus vier oder mehr glatten, in einem verdickten Centrum zusammenstossenden Armen bestehend, deren Enden vergabelt sind«; dazu gesellen sich Stabnadeln in grosser Zahl. Als aber die silurischen Astylospongiden näher untersucht wurden, tauchte eine abweichende Ansicht auf; es schien, als seien hier nur einaxige Stäbe vorhanden, deren 4—9 sich mit ihren vergabelten Enden zu einem Knoten vereinigen, und es wurde diese Auffassung auch auf die jurassischen Formen ausgedehnt; die verdickten Knoten würden demnach nicht den Mittelpunkt eines Skeletelementes darstellen, sondern sie wären durch die Vereinigung und Verflechtung der Gabelfasern mehrerer Nadeln entstanden.



Fig. 40. Skelet einer jurassischen Anomocladine. Stark vergrössert, nach Zittel.

Diese Anschauung fand keine allgemeine Anerkennung, es wurde hervorgehoben, dass bei den silurischen Astylospongiden (Fig. 41), wie bei den jüngeren Anomocladinen zweierlei Knoten auftreten, deren eine Art allerdings in der eben angedeuteten Weise gebildet ist, während die andere die centrale Verdickung vielstrahliger Nadeln darstellt. In der That muss es von vorneherein bedenklich erscheinen, hier einaxige, nur an den beiden Enden vergabelte Elemente anzunehmen, denn in diesem Falle müssten wir die Anomocladinen als einen von allen anderen Kieselschwämmen[1]) grundverschiedenen Stamm betrachten, der mit diesen durch keinerlei vermittelnde Form verknüpft wäre.

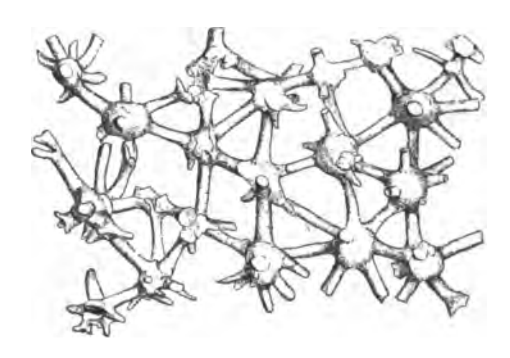


Fig. 41. Gerüst von *Astylospongia* aus dem Silur. Stark vergrössert, nach Zittel.

On Vetulina stalactites and the Skeleton of Anomocladina. Proceedings of the Royal Irish Academy, Dublin 1885, ser. 2, vol. IV, Nr. 4, pag. 486. — Linck, Ueber zwei neue Spongiengattungen. Neues Jahrbuch für Mineralogie, 1883, Bd. II, S. 59. — Zittel, Ueber *Astylospongidae* und *Anomocladina.* Neues Jahrbuch, 1884, II, 74. — Martin, Archiv des Vereins der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg, 1877, Bd. XXXI. (Letzteren Aufsatz habe ich nicht in Händen gehabt.)

[1]) Etwa mit Ausnahme der Monactinelliden.

Die Untersuchungen von Schmidt und Sollas über die lebende *Vetulina stalactites* haben diese Verhältnisse klargestellt und gezeigt, dass in der That die Skeletnadeln mehraxigen Typus zeigen, mit verdicktem Centrum, und die Richtigkeit dieser Deutung geht, abgesehen davon, dass Sollas solche Elemente isoliren konnte, mit vollster Sicherheit daraus hervor, dass schon die Anlage der jungen Nadeln eine mehrstrahlige ist. Die Schwierigkeiten, welche eine Missdeutung veranlasst hatten, liegen darin, dass bei den Anomocladinen die einzelnen Skeletelemente sich in der Regel nicht wie bei den anderen Lithistiden in der Weise verbinden, dass die beiderseitigen Enden sich miteinander verflechten, sondern gewöhnlich legen sich die Endfasern einer Nadel um den Centralknoten der anderen und verschmelzen mit diesen, wodurch die Entdeckung des Knotens erschwert wird. Diese eigenthümliche Verbindungsart[1]) bedingt die Bildung eines sehr festen, engmaschigen und widerstandskräftigen Gitterskeletes, welches mit demjenigen der Hexactinelliden einige äussere Aehnlichkeit gewinnt, und wir werden uns überzeugen, dass auch in der Bildung der Nadeln der Unterschied zwischen beiden Abtheilungen geringer ist, als man in der Regel annimmt.

Die Abweichungen zwischen den ältesten Anomocladinen im Silur und ihren jungen Nachfolgern im Jura, in der Kreide und in unseren jetzigen Meeren sind nicht sehr tiefgreifender Art; in der äusseren Gestalt allerdings finden wir insoferne einen erheblichen Gegensatz, als wie bei den Tetractinelliden die alten Vertreter frei, die jungen festgewachsen sind. In der Entwicklung der Gerüstnadeln aber stellen die Anomocladinen einen sehr conservativen Typus dar, wenn sie sich auch nicht ganz gleich geblieben sind; eine Aenderung, welche eintritt, besteht in einer Verkürzung der Arme, welche von dem Mittelknoten ausgehen, und in dem Auftreten von wurzelförmigen Ausläufern von den Seiten der Arme, welche bei den silurischen Formen fehlen, bei den jurassischen angedeutet, bei der lebenden *Vetulina* stark entwickelt sind. Es lässt sich nicht verkennen, dass darin eine gewisse Uebereinstimmung mit den Umgestaltungen gelegen ist, welche die Tetracladinen, allerdings in sehr viel stärkerem Maasse, durchlaufen mussten, um sich zu Rhizomorinen zu entwickeln, es liegen analoge, aber sehr ungleich starke Abänderungen zweier verschiedener Stämme vor.

Hexactinelliden.

Die Ordnung der Hexactinelliden,[2]) die letzte unter den Abtheilungen der Kieselschwämme, bleibt an Verbreitung und Wichtigkeit hinter den Lithi-

---

[1]) Auf die phylogenetische Wichtigkeit dieses Merkmales wurde ich durch eine Mittheilung von Herrn Prof. Steinmann aufmerksam gemacht.

[2]) Vergl. namentlich die citirten Werke von J. Hinde, F. E. Schulze und Zittel.

stiden nicht zurück; in zahllosen Mengen finden sich ihre Vertreter im oberen Jura und in der oberen Kreide, sie lassen sich bis in die cambrische Formation zurückverfolgen und sind in den tieferen Meerestheilen auch in der Jetztzeit sehr verbreitet. Die Gerüstbildung dieser Gruppe ist eine ausserordentlich bezeichnende, die sechsstrahlige Nadel, deren Stäbe unter rechten Winkeln zueinander gestellt von einem gemeinsamen Mittelpunkte ausstrahlen, bilden ein Axenkreuz, welches genau der Zeichnung der Axen des regulären Systems in der Krystallographie entspricht; in den einzelnen Aesten verlaufen Canäle, welche sich im Kreuzungspunkte vereinigen, in einem einfachen oder durchbrochenen Kreuzungsknoten; in letzterem Falle ist das Centrum hohl, und die Stäbe bilden um dasselbe eine »Laterne«, den Kanten eines Octaeders entsprechend (Fig. 42).

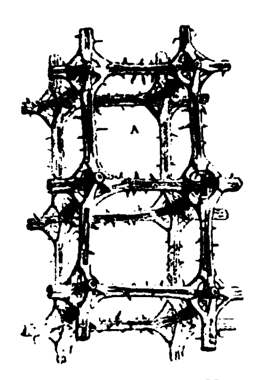


Fig. 42. Skelet eines Hexactinelliden mit durchbrochenen Kreuzungsknoten aus der oberen Kreide. Stark vergrössert, nach Zittel.

Die einzelnen Sechsstrahler sind bei der Mehrzahl der fossilen und einer Minderzahl der lebenden Gattungen fest miteinander verwachsen, indem sich an jeden Ast ein Ast eines benachbarten Sechsstrahlers anlegt und beide dann durch eine gemeinsame Kieselhülle verbunden sind, ohne dass jedoch jemals, so weit unsere Erfahrungen reichen, die Canäle der einzelnen Elemente miteinander in Verbindung treten. Durch diese Verschmelzung bildet das ganze Gerüst ein zusammenhängendes Gitterwerk, oft mit überaus regelmässigen würfelförmigen Maschen von unübertroffener Zierlichkeit. Man hat diese Formen mit regelmässig verschmolzenen Nadeln als eine Unterordnung der Dictyoninen zusammengefasst und stellt ihnen die fossil ziemlich spärlich vertretene, lebend dagegen vorwiegende Unterordnung der Lyssacinen gegenüber, bei welchen die Nadeln meist frei voneinander und nur durch die Sarkode zusammengehalten sind; in selteneren Fällen verwachsen auch hier die Nadeln, aber nicht in der regelmässigen Weise, wie wir sie bei den Dictyoninen kennen gelernt haben, sondern sie werden durch regellose plattige Kieselausscheidungen miteinander verbunden.

Zu den Skeletnadeln gesellen sich noch ausserordentlich zierliche, sehr kleine Fleischnadeln von sehr mannigfaltiger Gestalt, von denen wir aber nur bei den lebenden Formen nähere Kenntniss haben, während sie bei den fossilen Vertretern stets nach dem Tode des Thieres ausgefallen sind; zwar findet man solche Gebilde auch in den älteren Gesteinen oft massenhaft angehäuft, aber wir wissen nicht, zu welchen Gerüsten sie gehören. Die Oberfläche des Schwammes ist in der Regel von einer Deckschicht bekleidet, deren Nadeln wenigstens bei den Dictyoninen von denjenigen des Innenskeletes erheblich abweichen.

Die äussere Gestalt der Hexactinelliden ist wie bei den Lithistiden eine überaus wechselnde, der ganze Bau ist meist weit zarter als bei diesen. Wir finden die gewöhnlichen becher-, trichter-, kreisel- und walzenförmigen Gebilde, aber daneben treten oft überaus regelmässige auffallende Gestalten auf, wie deren eine die schönen Cöloptychien der oberen Kreide darstellen.

Die ältesten cambrischen Hexactinelliden werden in die Gattung *Protospongia (fenestralis)* gestellt; wir kennen keine vollständigen Exemplare, wir wissen darum auch nichts über die äussere Form, sondern man kennt nur von mehreren Punkten in England und Schweden vereinzelte Nadeln und Nadelgruppen, welche der Deckschicht eines Hexactinelliden angehören. Im Silur werden als Vertreter der Dictyoninen namentlich *Plectoderma* und *Dictyophyton* angeführt, von denen es aber noch gar nicht unumstösslich feststeht, dass sie hierher und nicht zu den Lyssacinen gehören, und neben ihnen finden sich ausgezeichnete Lyssacinen durch *Astraeospongia* und *Hyalostelia* vertreten, und vermuthlich wird sich auch *Amphispongia* hier anschliessen. Ueberaus wenig wissen wir von devonischen Hexactinelliden, von welchen nur die im rheinischen Schiefergebirge verbreiteten abweichenden Nadeln von *Octacium* hervortreten,[1]) und erst im Kohlenkalke werden sie wieder etwas reichlicher, und zwar finden sich hier fast nur Lyssacinen aus den Gattungen *Hyalostelia, Holasterella* und *Protospongia.* Permformation und Trias und die unteren Theile des Jura bezeichnen eine vollständige Lücke in der Ueberlieferung, aus dem mittleren Jura ist nur wenig bekannt, und erst im oberen Jura, in den Schwammkalken Süddeutschlands und der Schweiz folgt dann eine ganz überraschende Entwicklung, welche aber fast nur Dictyoninen umfasst, während die Lyssacinen nur durch das vereinzelte Auftreten der Gattung *Stauractinella* angedeutet sind. Ebenso verhält es sich in der oberen Kreide, aus welcher ebenfalls neben einer verwirrenden Menge von Dictyoninen nur als äusserste Seltenheit einige Sechsstrahler der eben genannten *Stauractinella* vorhanden sind. Merkwürdigerweise ist auch hier bei den Hexactinelliden der Gegensatz zwischen oberem Jura und oberer Kreide ein sehr beträchtlicher, nur sehr wenige Gattungen sind beiden Abtheilungen gemeinsam, und während bei fast allen Juraformen feste, undurchbrochene Kreuzungsknoten der Sechsstrahler vorhanden sind, herrschen die in der Mitte durchbrochenen »Laternennadeln« in der oberen Kreide ganz vor.

Aus dem Tertiär sind Hexactinelliden fast nur aus dem Miocän von Oran bekannt, aber die Gerüste derselben sind noch nicht näher untersucht worden, und wir können daher nichts über dieselben sagen. In der Jetztzeit endlich kennt man aus tieferem Wasser wieder eine bedeutende Anzahl von Hexacti-

---

[1]) Schlüter, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1887, Bd. XXXIX, S. 23. Taf. II, Fig. 7—9.

nelliden, unter welchen aber, im Gegensatze zu den mesozoischen Ablagerungen, die Lyssacinen entschieden das Uebergewicht behaupten. Es ist das namentlich darum in hohem Grade bemerkenswerth, weil wir hier vor einer thatsächlichen oder scheinbaren Rückkehr zu den Verhältnissen der paläozoischen Zeit stehen, während welcher die Lyssacinengattungen *Hyalostelia, Holasterella, Astraeospongia* eine wichtigere Rolle spielen als die gleichzeitig lebenden Dictyoninen. Wir stehen hier vor einer ziemlich räthselhaften Erscheinung, für welche wir keine hinreichende Erklärung geben können, über deren Richtigkeit aber kaum ein Zweifel möglich ist.

Jedenfalls ist diese Art des Auftretens und namentlich die Häufigkeit der Lyssacinen in paläozoischer Zeit von Bedeutung für die Beurtheilung der gegenseitigen Beziehungen zwischen den beiden Hauptgruppen der Hexactinelliden, welche von verschiedenen Seiten in verschiedener Weise beurtheilt werden. F. E. Schulze,[1]) welcher in neuerer Zeit diesen Gegenstand in eingehender Weise behandelt hat, sieht, wie schon früher O. Schmidt, in den beiden Gruppen nicht uralte Stämme, welche seit frühester Zeit nebeneinander herlaufen, sondern er ist der, wie es scheint, sehr wohl begründeten Ansicht, dass mehrere natürliche Gruppen unter den Hexactinelliden unterschieden werden können, deren jede lyssacine sowohl, als dictyonine Formen umfasst. Auch ist der Unterschied zwischen beiden Typen kein ganz durchgreifender, indem die für die Dictyoninen bezeichnende Art der Nadelverbindung bei manchen Angehörigen dieser Abtheilung durchaus nicht die allein herrschende ist, sondern sich oft auch eine Verknüpfung durch unregelmässige Kieselgebilde einstellt; andererseits tritt auch bei Lyssacinen gelegentlich die eigenthümliche Dictyoninenverschmelzung auf, ja es gibt Formen, bei welchen ein Theil des Gerüstes nach dem Lyssacinen-, ein anderer nach dem Dictyoninentypus gebaut ist. Bei beiden Abtheilungen stellen sich in der Jugend zuerst nur einzelne unverbundene Sechsstrahler auf, welche bei den Dictyoninen sehr früh, bei den Lyssacinen sehr spät oder gar nicht verwachsen. Jedenfalls geht aus allen Verhältnissen der individuellen Entwicklung klar hervor, dass der Lyssacinentypus mit freien Nadeln der ursprüngliche ist, aus welchem sich der Dictyonine erst allmälig entwickelt hat. Es ist das eine Auffassung, mit welcher die geologische Aufeinanderfolge recht gut übereinstimmt, da in der paläozoischen Zeit die Lyssacinen ganz entschieden überwiegen; allerdings stellt deren fast vollständiges Fehlen in mesozoischen Ablagerungen eine noch unerklärte Erscheinung dar, aber sie kann für die hier in Rede stehende Frage keine Schwierigkeit bieten.

Von Wichtigkeit sind die Ergebnisse, welche ein Vergleich der Nadelform bei den älteren und bei den jüngeren Hexactinelliden zeigt; bei den letzteren ist die sechsstrahlige oder eine aus dieser einfach ableitbare Form durchgängige

---

[1]) A. a. O.

Regel und finden wir in paläozoischen Ablagerungen eine Menge von abweichenden Bildungen, welche zum Theil mit Sechsstrahlern vergesellschaftet, zum Theil, wie es scheint, für sich allein Schwammkörper aufbauen. So bilden die im rheinischen Devon nicht seltenen Octacien achtstrahlige Sterne, bei welchen sechs Strahlen in einer Ebene liegen, die beiden anderen senkrecht zu dieser Ebene stehen. *Astraeospongia* wird in der Regel als ein Hexactinellide bezeichnet, dessen sechs Strahlen in einer Ebene liegen, allein eine solche Bildung ist auf das normale Hexact durchaus nicht zurückzuführen, sondern sie müssen durch Verkümmerung der zwei senkrechten Arme aus Octacium-ähnlichen Nadeln entstanden sein, wie das schon aus den Abbildungen bei Hinde (l. c. tab. XXXI, fig. 5) hervorgeht. Während wir bei diesen ziemliche Regelmässigkeit der Anlage bei vorhandener Abweichung vom Hexact finden, treten uns bei *Hyalostelia* und *Holasterella* ganz regellose Zahlenverhältnisse entgegen, Skeletelemente mit 5—9 und noch mehr Armen, wir finden als herrschende Nadelform ein unregelmässiges Polyact. Allerdings gibt es daneben auch Formen, welche regelmässig sechsstrahligen Bau zu haben scheinen oder sich wenigstens leicht auf den sechsstrahligen Typus zurückführen lassen, aber jedenfalls ist die bedeutende Zahl abnormer Formen in der paläozoischen Zeit von sehr grossem Interesse.

Receptaculitiden.

An die Hexactinelliden schliessen wir die Receptaculitiden[1]) an, welche zuerst in den obersten cambrischen Ablagerungen von Nordamerika *(Calciferous)* auftreten, in Silur und Devon ihre höchste Blüthe erreichen, aber schon im Kohlenkalke wieder aussterben. Die Natur dieser seltsamen, mit getäfelter Oberfläche versehenen Formen war lange Zeit ein Räthsel; man hielt sie für Reste von Tannenzapfen, von Cystideen oder Tunicaten, doch konnten sich diese Ansichten nicht behaupten, und seit längerer Zeit war man nur mehr zweifelhaft, ob man dieselben zu den Foraminiferen oder zu den Schwämmen bringen

---

[1]) Ueber die Receptaculitiden vergl. namentlich: G. Jennings Hinde, On the Structure and Affinities of the Family of the Receptaculitidae, including therein the Genera *Ischadites, Sphaerospongia, Acanthochonia* and *Receptaculites.* Quart. Journ. Geol. Soc., 1884, pag. 795. — A. Schlüter, Ueber *Scyphia* oder *Receptaculites cornucopiae* und einige verwandte Formen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1887, Bd. XXXIX, S. 1. — Römer, *Lethaea palaeozoica.* — Gümbel, Beiträge zur Kenntniss der Organisation und systematischen Stellung von *Receptaculites.* Abhandlungen der Münchener Akademie, 1875, Bd. XII, Abth. 2, S. 170. — Dames, Ueber die in der Umgebung Freiburgs in Niederschlesien auftretenden devonischen Ablagerungen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1868, S. 469. — Billings, Palaeozoic Fossils of Canada, vol. II, 1865. — Kayser, Ueber die Gattung *Pasceolus* und ihre Verbreitung in paläozoischen Ablagerungen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1875, Bd. XXVII, S. 776. — Zahlreiche weitere Literatur findet sich in den oben genannten Arbeiten von Hinde und Schlüter angeführt.

solle; aber nach den neuen Untersuchungen von Hinde und Schlüter kann die Zugehörigkeit zu der letzteren Abtheilung keinem Zweifel mehr unterliegen.

Die äussere Gestalt ist grossen Schwankungen unterworfen, manche stellen geschlossene Kugeln oder Ellipsoide dar *(Ischadites)*, andere sind becherförmig oder birnförmig. Allen gemeinsam ist aber, dass die Oberfläche aus regelmässigen, rautenförmigen *(Ischadites, Receptaculites, Acanthochonia)* oder sechseckigen *(Sphaerospongia)* Platten besteht, welche in regelmässigen Reihen nebeneinander gelagert sind. Unter dieser Platte liegt stets ein horizontaler, vierstrahliger Nadelstern, entweder ohne weitere Anhängsel *(Sphaerospongia)* oder mit einem senkrecht nach innen gerichteten Stab *(Ischadites, Acanthochonia)*, an dessen Ende noch eine zweite, innere Platte, der äusseren Deckplatte analog, angeheftet sein kann (*Receptaculites,* Fig. 43).

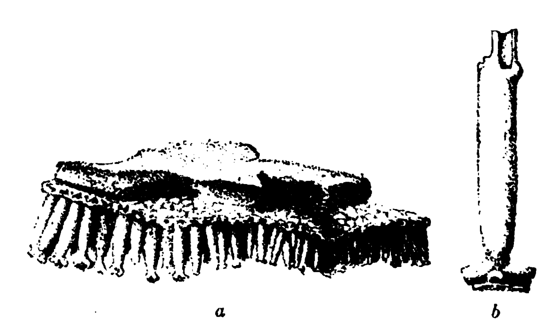


Fig. 43. *a* Skeletelemente von *Receptaculites occidentalis* mit der inneren Plattenschicht, in natürlicher Grösse. *b* Ein Skeletelement, vergrössert. Nach J. Hinde.

Der vierstrahlige, horizontale Stern und der bei der Mehrzahl der Gattungen vorhandene, nach innen gerichtete Stab können ganz ungezwungen mit fünf unter den sechs Strahlen der Hexactinellidennadel verglichen werden, dem sechsten Strahle entspricht dann die äussere Deckplatte (»spicular plate«) der Receptaculitiden; wir müssen eine Umgestaltung des einen Stabes zu einer horizontalen Platte annehmen, eine Voraussetzung, die zwar befremdend, aber doch nicht ganz ohne Analogie unter den Spongien ist und dadurch wahrscheinlich wird, dass im Uebrigen grosse Verwandtschaft zu der Hexactinellidennadel vorhanden ist, während irgend welche Anknüpfungspunkte an eine andere Thiergruppe vollständig fehlen.

Wollen wir einen näheren Vergleich mit einzelnen Abtheilungen der Hexactinelliden durchführen, so finden wir, dass die horizontalen Stäbe der einzelnen Skeletelemente zwar vielfach einander nahetreten, ja sich berühren und aneinander legen, aber nicht miteinander verschmelzen, und wir werden daher zu Beziehungen zu den Lyssacinen, nicht zu den Dictyoninen geführt. Wir müssen daher die Receptaculitiden als einen sehr aberranten und sehr selbstständigen Zweig betrachten, der sich von den Lyssacinen abzweigt.

Bei dieser Auseinandersetzung ist bisher ein Bestandtheil des Skeletes ganz unbeachtet geblieben, welcher wenigstens bei der Gattung *Receptaculites* stets vorhanden ist, nämlich die innere Plattenschicht. Der von dem Kreuzungsknoten des Sechsstrahlers nach innen gerichtete Stab trägt bei dieser Gattung

stets an seinem Ende wieder eine horizontale Platte, über deren Beschaffenheit und Deutung die Meinungen etwas auseinander gehen. Darüber kann jedoch kein Zweifel herrschen, dass die Platte mit dem Stabe aufs Innigste zusammenhängt, und dass diese sich an seinem inneren Ende unmittelbar zu einem plattigen Gebilde ausbreitet, welches wenigstens bei manchen Formen vollständig mit den Nachbarplatten verschmilzt.

Beziehungen der Kieselschwämme untereinander.

Wir haben die wichtigsten Haupttypen der fossilen Kieselschwämme kennen gelernt, und es tritt uns nun die Frage entgegen, ob uns die älteren Ueberreste dieser Abtheilung weiteren Anlass bieten, ein Urtheil über Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnisse der grossen Gruppen abzugeben. Es wurde schon hervorgehoben, dass die Hornschwämme aller Wahrscheinlichkeit nach sich aus Monactinelliden entwickelt haben, dass diese wieder auf die vierstrahligen Tetractinelliden zurückgeführt werden. Die Tetractinelliden selbst stehen den Lithistiden und unter ihnen namentlich den unregelmässig vierstrahligen, an den Nadelenden vergabelten Tetracladinen nahe, und es entsteht nun die Frage, welche von beiden Abtheilungen als die ursprünglichere betrachtet werden kann; von manchen Zoologen werden die Tetractinelliden als Grundformen betrachtet, und in der That spricht auch dafür die Beobachtung, dass die Nadeln der Tetracladinen anfangs noch keine wurzelförmigen Ausläufer zeigen, sondern dieselben erst erwerben, wenn sie grösser werden.[1]) Daraus könnte man, vorausgesetzt, dass keine Fälschung der Entwicklung stattgefunden hat, auf eine Herkunft der Tetracladinen von den Tetractinelliden schliessen, allein einer solchen Annahme stellen sich sehr bedeutende Schwierigkeiten entgegen. Zunächst treten die Tetractinelliden unter allen grossen Hauptgruppen der Kieselschwämme weitaus am spätesten auf, sie erscheinen nach dem heutigen Stande unserer Erfahrungen erst im Kohlenkalk, während Hexactinelliden, Lithistiden und selbst die so vergänglichen Reste der Monactinelliden schon aus dem Silur vorliegen. Wohl ist dies kein entscheidender Beweis, aber es ist immerhin von sehr grosser Bedeutung, zumal da noch eine zweite wichtigere Erscheinung damit vollständig übereinstimmt, dass nämlich die geologisch alten Tetracladinen der silurischen Zeit, wie oben erwähnt, weit unregelmässiger gebaut sind und den vierstrahligen Typus weit weniger ausgesprochen zeigen als die geologisch jungen Formen. Vom paläontologischen Standpunkte aus müssten wir es also als entschieden wahrscheinlicher betrachten, dass die Tetracladinen den ursprünglicheren Stamm darstellen, und dass die Tetractinelliden sich aus ihnen entwickelt haben, doch dürfte es den Beobachtungen an den

[1]) Döderlein a. a. O., S. 83.

lebenden Formen gegenüber gerathen sein, heute noch keine ganz bestimmte Ansicht in dieser Richtung auszusprechen, sondern die Entscheidung weiteren Beobachtungen zu überlassen.

Dass Rhizomorinen und Megamorinen auf die Tetracladinen zurückgeführt werden können, wurde schon oben gezeigt, dagegen bedarf das Verhältniss zwischen Tetracladinen und Anomocladinen noch eingehenderer Untersuchung. Der Unterschied zwischen beiden besteht wesentlich darin, dass bei den Anomocladinen nicht der vierzählige Nadeltypus herrscht, und dass die Verbindung der Skeletelemente nicht nur durch Ineinandergreifen der Wurzelfasern hergestellt wird, sondern vorwiegend durch Verbindung der Endfasern einer Nadel an dem Centralknoten der nächstliegenden. Vergleichen wir nun das Verhältniss zwischen den jetzigen und den silurischen Vertretern beider Abtheilungen, so finden wir sofort, dass die Unterschiede in der Jetztzeit sehr viel grösser geworden sind, als sie in der frühen Vorzeit waren; heute haben die Anomocladinen kurze, der ganzen Länge nach mit Fasern bedeckte Nadeln, früher waren Fasern nur an den Enden der verhältnissmässig erheblich längeren Arme vorhanden und dadurch die ganze Tracht derselben der entsprechenden Bildung bei den Tetracladinen weit ähnlicher. Andererseits sind die Nadeln der ältesten Tetracladinen weit weniger ausgesprochen vierstrahlig als bei den jüngeren und bei *Aulocopium* scheint nach der Abbildung bei Zittel neben vorwiegender Verbindung durch die beiderseitigen Nadelenden auch gelegentlich ein Anschluss der Wurzelenden eines Skeletelementes an den Mittelpunkt eines anderen vorzukommen. Die Anomocladinen und Tetracladinen nähern sich daher in ihren frühesten Vertretern so sehr, dass an gemeinsamer Abstammung nicht gezweifelt werden kann; welcher von beiden Typen, mit anderen Worten, ob die vierstrahlige oder die unregelmässig vielstrahlige Nadel, das Tetract oder das Polyact die ursprünglichere Bildung darstelle, lässt sich nach dem, was wir bisher kennen gelernt haben, nicht entscheiden, wenn auch die weit grössere Wahrscheinlichkeit für den Vielstrahler spricht; wir werden auf diesen Gegenstand sehr bald wieder zurückkommen.

Wir gelangen zu der schwierigen und dunklen Frage, wie sich die Hexactinelliden zu den bisher besprochenen Abtheilungen verhalten. Es ist vielfach betont worden, dass hier durchaus kein Zusammenhang nachgewiesen werden kann, dass die beiden Stämme sich schon im Silur so ferne und fremd gegenüberstehen als heute, und in der That ist der überaus regelmässige Sechsstrahler der Hexactinelliden ein so eigenartiges Gebilde, dass eine Zurückführung desselben auf den vierstrahligen Typus kaum möglich erscheint. Dieser ziemlich allgemein verbreiteten Anschauung gibt F. E. Schulze[1]) den schärfsten Aus-

---

[1]) A. a. O. — Vergl. ferner: O. Schmidt, Grundzüge einer Spongienfauna des atlantischen Gebietes, 1870, S. 5.

druck, indem er beiderlei Grundformen als selbstständig bei ursprünglich gerüstlosen Spongien entstanden betrachtet.

In der That lässt sich nicht wohl bezweifeln, dass keine der beiden Nadelformen sich unmittelbar auf die andere zurückführen lässt, aber dadurch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass beide sich aus einem gemeinsamen dritten, ursprünglicheren Typus entwickelt haben, und in der That lassen sich aus der Beschaffenheit der fossilen Schwämme bedeutsame Anhaltspunkte für eine solche Auffassung anführen. Die wichtigste Thatsache ist, dass bei den paläozoischen Hexactinelliden der sechsstrahlige Nadeltypus weit weniger hervortritt als in späteren Formationen; *Protospongia* der cambrischen Ablagerungen ist viel zu wenig bekannt, als dass man über die Gestalt ihrer Nadeln ein sicheres Urtheil abgeben könnte; unter den verschiedenen paläozoischen Lyssacinen aber treten weit häufiger unregelmässig gestaltete Nadeln als regelmässige Sechsstrahler auf; fünf-, sieben- und achtstrahlige Elemente sind sehr häufig, und überdies ist zu berücksichtigen, dass die Sterne mit sechs in einer Ebene gelegenen Strahlen durchaus nicht als normal hexactinellid betrachtet werden dürfen, sondern eine stark abgeänderte Form darstellen, welche, wie oben gezeigt wurde, wahrscheinlich aus einem achtstrahligen Elemente durch Unterdrückung der ausserhalb der Ebene gelegenen Nadeln entstanden sein kann.

Diese Erscheinung macht es wahrscheinlich, dass der Sechsstrahler keine ursprüngliche Bildung ist, sondern dass derselbe, sowie der ganze regelmässige Bau der späteren Hexactinelliden sich erst allmälig aus einer unregelmässigen Anlage entwickelt habe, bei welcher von einem Mittelpunkte eine unregelmässige Zahl von Strahlen ausging. Wenn wir aber diese Auffassung annehmen, so ist zwischen einem solchen ursprünglichen Elemente des Hexactinellidentypus und demjenigen der Anomocladinen und ältesten Tetracladinen kein durchgreifender Unterschied mehr vorhanden und die Möglichkeit des gemeinsamen Ursprunges aller Kieselschwämme gegeben.

Allerdings ist die Kluft zwischen Anomocladinen und Hexactinelliden noch eine ausserordentlich grosse, nicht nur in den Nadeln, sondern auch im Canalsystem; aus keinem der bekannten Hexactinelliden konnte sich ein Anomocladine entwickeln oder umgekehrt. Nur das Eine tritt hervor, dass bei den ältesten Hexactinelliden Abweichungen vom normalen Sechsstrahler vorkommen, welche eine Annäherung an den ursprünglichsten Nadeltypus der Lithistiden begründen; man kann daher nicht mehr sagen, dass zwischen den beiden Haupttypen schon in der Grundanlage ein durchgreifender Unterschied herrscht, welcher die Zurückführung beider auf eine gemeinsame Urform mit schon entwickelter Skeletbildung unmöglich macht.

Es ist das diejenige Auffassung, welche durch die Untersuchung der fossilen Kieselschwämme am wahrscheinlichsten gemacht wird, ohne dass allerdings

bei der Geringfügigkeit des bisher gefundenen und näher untersuchten paläozoischen Materials die Richtigkeit dieser Ansicht mit Bestimmtheit behauptet werden könnte. Weitere Untersuchungen und neue Funde werden vielleicht Licht in dieser Frage schaffen, jedenfalls aber muss die Möglichkeit ins Auge gefasst werden, dass die Gesammtheit der Kieselschwämme und daher mittelbar auch die Hornschwämme von Formen mit unregelmässigen Vielstrahlern herstammen.

Von mancher Seite wird vielleicht gefunden werden, dass die Anhaltspunkte überhaupt viel zu dürftig sind, um von Abstammung der einzelnen Spongiengruppen voneinander zu sprechen, und es könnte von diesem Standpunkte aus der Werth der hier gegebenen Auseinandersetzungen in Zweifel gezogen werden, allein in Wirklichkeit ist dem nicht so. Wäre noch kein Anhaltspunkt für die Richtigkeit der Abstammungslehre vorhanden, und wollte man deren Richtigkeit aus den Thatsachen ableiten, die wir über die fossilen Spongien wissen, diese Verhältnisse als einen unmittelbaren und für sich allein ausreichenden Beweis für das Stattfinden eines Abstammungsverhältnisses betrachten, so würde allerdings dieses Gebäude auf sehr schwachen Füssen stehen. Aber wenn die Richtigkeit der Darwin'schen Theorie einmal angenommen ist, wie wir es nach den Auseinandersetzungen im ersten Abschnitte dieses Buches thun müssen, so können wir dem Vorhandensein wirklicher Homologie keinen andern Ausdruck geben als den, dass wir auf Stammesgemeinschaft schliessen. Wer sich nicht auf den genetischen Standpunkt stellen will, wird mit ziemlich geringen Aenderungen in der Ausdrucksweise aus dem Gesagten einfach eine Auseinandersetzung der morphologischen Affinitäten machen können; allerdings geht damit die Bedeutung einer sehr wichtigen Reihe von Thatsachen, des Auftretens der vermittelnden Glieder in den ältesten Ablagerungen, zum grössten Theile verloren.

Kalkschwämme.

Von weit geringerer Bedeutung als die Formen mit kieseligem Skelete sind die fossilen Kalkschwämme oder Calcispongien, bei welchen das Gerüste aus kalkigen Nadeln von ein-, drei- und vierstrahligem Typus gebildet ist. In der Jetztwelt unterscheidet man drei Hauptgruppen, die Asconen, Leuconen und Syconen, von welchen aber ihres überaus zarten und vergänglichen Baues wegen fast gar keine Reste fossil erhalten sind: nur eine einzige Form, *Protosycon punctatus,* wird von Zittel aus dem oberen Jura angeführt. Dagegen kommt in grosser Verbreitung eine ausgestorbene Gruppe von Kalkschwämmen vor, die Pharetronen, welche im Devon einen ersten Vertreter geliefert haben *(Peronella constricta* Sandb. sp.) und dann in Trias, Jura und Kreide in grosser Menge vorhanden sind. Anfangs war das Vorkommen von Kalkschwämmen überhaupt geleugnet worden, und die Pharetronen wurden von

Hexactinelliden und Lithistiden nicht scharf getrennt; erst durch die bahnbrechenden Untersuchungen von Zittel ist die Bedeutung der Pharetronen erkannt worden, und seither haben eine Reihe von Untersuchungen die Kenntniss der Gruppe erweitert, ohne dass wir allerdings über deren Bau ganz im Klaren wären.[1]) In Folge dessen ist auch unser Urtheil über die Beziehungen dieser Formen noch kein sicheres, sie scheinen den lebenden Leuconen verhältnissmässig am nächsten zu stehen, aber doch eine sehr ausgesprochene Sonderstellung innerhalb der Ordnung der Kalkschwämme einzunehmen.

Abgesehen von tiefergreifenden Unterschieden, weichen die Pharetronen von den lebenden Kalkschwämmen durch ihre bedeutendere Grösse, durch die Dicke ihrer Wandungen und durch die Festigkeit ihres Gerüstes ab, wenn sie auch an Wuchs im Durchschnitte die Kieselschwämme bei Weitem nicht erreichen.

Die wichtigsten Merkmale der Pharetronen liegen in dem feineren Baue des Skeletes, an dessen Zusammensetzung wie bei anderen Kalkschwämmen ein-, drei- und vieraxige Nadeln theilnehmen. Der wesentlichste Charakter besteht darin, dass die Skelettheile zu eigenthümlichen compacten Faserzügen angeordnet sind, welche durch die unmittelbare Aneinanderlagerung von überaus zahlreichen, vorwiegend einaxigen Nadeln erzeugt werden. Die äussere Gestalt der Pharetronen (Fig. 44) ist eine sehr wechselnde, manche derselben sind durch eine eigenthümliche Segmentirung ausgezeichnet.

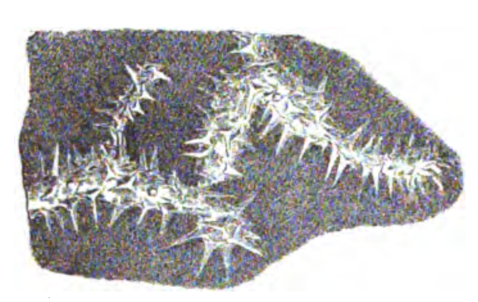


Fig. 44. Pharetronenskelet. Stark vergrössert, nach Zittel.

Irgend welche Vermuthungen über den genetischen Zusammenhang einzelner Gattungen der Pharetronen zu einander sind zur Stunde ebensowenig möglich als die Aeusserung einer paläontologisch begründeten Meinung über etwaige genetische Beziehungen der einzelnen Abtheilungen der Kalkschwämme zu einander oder der Kalkschwämme zu den Kieselschwämmen.

[1]) Neben den grossen Werken von Zittel und Hinde vergl.: Carter, Further observations on the Farringdon Sponges. Annals and Magazine of natural history, 1883, ser. 5, vol. XI. — Steinmann, Pharetronenstudien. Neues Jahrbuch für Mineralogie, 1882, II, 204. G. Jennings Hinde, Note on fossil Calcispongiae, with notes on new species. Annals and Magazine, 1883, ser. 5, vol. X. — Carter, On the Microscopic Structure of thin Slices of Calcispongiae. Ibid., 1883, ser. 5, vol. XII. — E. v. Dunikowski, Die Pharetronen aus dem Grünsande von Essen und die systematische Stellung der Pharetronen. Palaeontographica, 1883, Bd. XXIX.

Archäocyathiden.

Als Anhang zu den Schwämmen mögen hier einige ganz räthselhafte Formen aus der paläozoischen Zeit kurz erwähnt werden; für einzelne derselben ist angenommen worden, dass sie in der That zu den Spongien gehören, für andere können wir nicht einmal die leiseste Vermuthung über ihre Stellung aussprechen. Wenn sie hier angeführt werden, so soll damit durchaus nicht ihre wirkliche Verwandtschaft mit den Schwämmen behauptet werden.

Eine erste Gruppe solcher Problematica bildet die Gattung *Archaeocyathus* Billing's,[1]) mit einigen verwandten Typen, wie *Archaeocyathellus, Protocyathus, Coscinocyathus, Anthomorpha;* es sind das becher- oder walzenförmige Körper von oft sehr bedeutender Grösse, welche namentlich in cambrischen Ablagerungen von Nordamerika, Spanien und ganz besonders entwickelt auf Sardinien vorkommen. Sie bestehen in der Regel aus einer grobporösen Aussen- und einer feiner porösen Innenwand, zwischen welchen Längsscheidewände, bisweilen auch Querscheidewände gelagert sind; diese Gebilde, häufig ebenfalls porös, lassen bisweilen eine Structur erkennen, welche einigermassen an Spongiennadeln erinnert. In naher Zeit ist eine grosse Monographie dieser höchst merkwürdigen Gruppe von Bornemann zu erwarten. Nach einer ganz kurzen vorläufigen Mittheilung über die Ergebnisse dieser Untersuchungen würden die Archäocyathiden eine ganz selbstständige Gruppe der Cölenteraten bilden, welche einerseits sehr innige Beziehungen zu den eben besprochenen Pharetronen, andererseits Anklänge an die Korallen zeigt. Natürlich wäre es sehr gewagt, über einen Gegenstand von so grosser Tragweite vor dem Erscheinen des ausführlichen Werkes irgend ein Urtheil abgeben zu wollen, doch scheint jedenfalls richtig zu sein, dass die Archäocyathiden eine selbstständige Gruppe vermuthlich zu den Cölenteraten gehöriger Thiere darstellen, welche weder den Schwämmen, noch den Korallen untergeordnet werden können.

Noch räthselhafter und nach ihrer ganzen Structur noch weniger bekannt sind die Gattungen *Cyclocrinus, Nidulites* und *Pasceolus* aus dem Silur; alle drei erinnern äusserlich an gewisse Receptaculitiden, namentlich an *Sphaerospongia.* Eine wirkliche nähere Verwandtschaft scheint aber nicht vorhanden, und da auch sonst keine näheren Vergleichspunkte mit irgend welchen jüngeren Formen vorhanden sind, so können wir keinerlei Vermuthung über die Bedeutung dieser Typen aussprechen. [2])

---

[1]) Vergl. Billings, Palaeozoic Fossils of Canada, vol. I, pag. 354. — Ford in American Journal, 1873, Bd. V, S. 211; 1878, Bd. XV, S. 124. — Römer, *Lethaea palaeozoica.* — Hinde, *Receptaculitidae* vergl. oben. — Bornemann, Cambrische *Archaeocyathus*-Formen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1884, S. 702.

[2]) Vergl. Römer, *Lethaea palaeozoica.* — Hinde, *Receptaculitidae,* vergl. oben. — Eichwald, *Lethaea rossica,* vol. I, pag. 638. — Billings, Palaeozoic Fossils of Canada,

Korallen.

Den Schwämmen mit ihrem noch auf sehr niedriger Stufe stehenden Körperbaue stehen die höheren Cölenteraten gegenüber, ausgestattet mit festeren und mehr differencirten Leibesgeweben, mit regelmässigerer, meist strahliger Anordnung der einzelnen Theile, mit einem eigentlichen Munde und mit den eigenthümlichen Nesselzellen, aus denen sie spitze oder klebrige Fäden und eine ätzende Flüssigkeit hervorzuschnellen im Stande sind, als wirksame Angriffs- oder Vertheidigungswaffe gegen ihre Feinde oder zur Erhaschung von Beute. Diese Nesselzellen oder Cnidoblasten haben Veranlassung gegeben, die ganze Abtheilung mit dem Namen der Cnidarier oder Nesselthiere zu belegen.

Die Thiere, welche hierher gehören, sind wesentlich nach zweierlei Plane gebaut, sie stellen zweierlei Typen dar, den der Polypen einerseits und den der Medusen oder Quallen andererseits. Die Polypen sind meist mit der Unterseite angewachsen und schwimmen nicht, der Mund ist in der Mitte der Oberseite gelegen und von zahlreichen Tentakeln oder Fangarmen umgeben, die Gestalt des ganzen Thieres gleicht in der Regel einem cylindrischen oder kegelförmigen Schlauche, seltener ist dasselbe flach ausgebreitet; die Quallen oder Medusen dagegen sind frei schwimmende, zarte, durchsichtige Geschöpfe, meist

---

vol. I, pag. 390. — Zu spät, um bei der Bearbeitung der Spongien noch benützt zu werden, kam mir das erste Heft der Monographie britischer Schwämme von Hinde zu Gesichte, die Einleitung zu einer Arbeit, welche für die fossilen Spongien von grosser Bedeutung zu werden verspricht (G. Jennings Hinde, A Monograph of the British Fossil Sponges, Part I. Palaeontographical Society, 1887). Das vorliegende Heft enthält die vollständige Bibliographie des Gegenstandes mit Auszügen aus den einzelnen Arbeiten, eine Darstellung des Baues und der Charaktere fossiler Schwämme, endlich eine systematische Uebersicht über alle Ordnungen, Unterordnungen und Familien, welche hieher gehören. In diesem Theile treten uns zwei ziemlich wesentliche Neuerungen entgegen in der Aufstellung zweier neuer Unterordnungen der Kieselschwämme, nämlich der Octactinelliden für die Achtstrahler (nur die Gattung *Astraeospongia*) und der Heteractinelliden für Formen mit wechselnder Stabzahl von 6—30 Strahlen. In diese Abtheilung gehören jene Formen, deren Bedeutung oben (S. 230, 234) besprochen wurde. Es mag gerathen sein, diese Namen beizubehalten, doch muss dabei der Thatsache Rechnung getragen werden, dass diese Octactinelliden und Heteractinelliden den Hexactinelliden weit näher stehen als irgend einer anderen Abtheilung der Kieselschwämme und daher nicht wohl als gleichberechtigte Unterordnungen neben Hexactinelliden, Lithistiden, Tetractinelliden stehen können. Man wird Hexactinelliden, Heteractinelliden und Octactinelliden unter einem gemeinsamen Namen zu einer Hauptabtheilung vereinigen müssen, innerhalb deren dann die drei genannten Unterabtheilungen festgehalten werden. Man könnte etwa im Anschlusse an Vosmaer (Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreiches; *Porifera*) die folgende Eintheilung der Kieselschwämme vornehmen: I. *Spiculispongiae* (Lithistiden, Tetractinelliden, Monactinelliden). II. *Hyalospongiae* (Hexactinelliden, Octactinelliden, Heteractinelliden).

von glocken-, scheiben- oder apfelförmiger Gestalt, der Mund ist nach unten gerichtet, der Umfang des Körpers meist mit Sink- und Fangfäden versehen.

Bei der auffallenden Verschiedenheit dieser beiden Typen könnte man daran denken, die ganze Menge der Cnidarier in Polypen und Medusen einzutheilen, und in der That war diese Auffassung früher ganz allgemein üblich; erst die nähere Bekanntschaft mit den höchst merkwürdigen Erscheinungen der individuellen Entwicklung zeigte einen weit innigeren Zusammenhang zwischen beiderlei Formen, als man ihn früher geahnt hatte. Medusen und Polypen sind vielfach durch sogenannten Generationswechsel miteinander verbunden, indem sich z. B. an einem Polypen eine Medusenknospe bildet und diese sich, von dem Mutterthiere losgelöst, zu einer Qualle entwickelt, aus deren Eiern wieder Polypen entstehen. Diesen sehr mannigfaltigen und oft sehr verwickelten Erscheinungen des Generationswechsels gegenüber, durch welche Polypen und Medusen innerhalb der Zeugungskreise einer und derselben Art vereinigt sind, wird natürlich die ältere und einfache Eintheilung unmöglich gemacht, und es wird nothwendig, eine weit verwickeltere Classification anzunehmen; unter den lebenden Cnidariern unterscheidet man in der Regel vier grosse Classen, die Anthozoen oder Korallpolypen, die Hydromedusen, die Acalephen und die Ctenophoren oder Rippenquallen.[1])

Weitaus die grösste Wichtigkeit unter diesen Abtheilungen haben für den Paläontologen die Anthozoen, deren Hartheile, die Korallen, in der Jetztzeit wie in der Vorwelt in ausserordentlicher Menge vorkommen und als Bildner mächtiger Kalkriffe von grösster geologischer Bedeutung sind. Es fällt nicht in den Bereich der Aufgaben dieses Buches, auf die Einzelheiten dieser merkwürdigen Felsbildung durch die Thätigkeit kleiner Thierchen einzugehen, wie sie uns namentlich durch die hervorragenden Werke von Dana und Darwin bekannt geworden sind; es genügt, daran zu erinnern, dass in den Meeren der warmen Zonen, in welchen die Temperatur des Wassers das ganze Jahr hin-

---

[1]) Anthozoen, Polypen mit Magenrohr und Mesenterialfalten, mit inneren Geschlechtsorganen, ohne medusoide Generation, häufig Stöcke bildend, welche durch Kalkablagerungen die Korallen erzeugen.

Hydromedusen, Polypen und Polypenstöcke ohne inneres Mundrohr, mit einfachem Gastrovascularraum, welche eine medusoide Geschlechtsgeneration, beziehungsweise frei schwimmende Medusen als Geschlechtsthiere aufammen.

Acalephen, Scheibenquallen von bedeutender Grösse mit Gastralfilamenten, mit Randlappen des Schirmes und bedeckten Randkörpern, meist mit besonderen, nach aussen mündenden Schirmhöhlen der Genitalorgane. Die Jugendzustände sind nicht Hydroidstöckchen, sondern *Scyphistoma*- und *Strobila*-Formen.

Ctenophoren, zweistrahlige Quallen von kugeliger oder walzenförmiger, selten bandförmiger Gestalt, mit acht Reihen von grossen, oberständigen Flimmerplatten (Rippen) mit Magenrohr und Canalsystem, häufig mit zwei seitlichen, in Taschen zurückziehbaren Senkfäden (nach C. Claus).

durch nicht unter 20° C. sinkt, grosse Colonien zahlreicher Einzelthiere von Anthozoen auftreten, welche zusammen mächtige kalkige Stöcke absondern. Sie kommen nur in ganz klarem, stark salzigem, kräftig brandendem, nicht über 20 Faden (etwa 37 Meter) tiefem Wasser reichlich vor; wo aber alle Verhältnisse günstig sind, siedeln sich häufig die grossen Korallenstöcke zusammen mit ähnlichen Colonien grosser Hydrozoen (Milleporen) und Kalkalgen (Nulliporen) in ungeheurer Menge an. Aus den abgestorbenen Gerüsten dieser Organismen bildet sich allmälig der Riffstein, jener weisse, oft krystallinische Kalk, welcher gewöhnlich jede Spur organischer Structur verloren hat, aber der Hauptsache nach aus Korallenzerreibsel zusammengesetzt ist; unter gewöhnlichen Verhältnissen bilden diese Riffe, deren Aussenseite von reichstem Thierleben wimmelt, Säume an den Küsten tropischer Meere, die vom Lande aus sich so weit ins Wasser vorschieben, bis dessen zu gross werdende Tiefe dem Fortkommen der Korallenthiere oder wenigstens ihrem massenhaften Auftreten eine Grenze setzt. Auf diese Weise und so lange keine Veränderung der äusseren Verhältnisse eintritt, kann die Mächtigkeit eines Riffes nie mehr als 20 Faden erreichen; ereignet sich dagegen eine Verschiebung des Verhältnisses zwischen Wasser und Land in der Weise, dass der Meeresspiegel ansteigt und das Festland, mithin auch der Meeresboden tiefer sinkt oder untertaucht, so bauen die Korallenthierchen ihre Stöcke in demselben Maasse in die Höhe, sie führen das Riff stets bis zum Stande der niedersten Ebbe empor. Auf diese Weise können die Korallenkalke ganz ausserordentliche Mächtigkeit erreichen, und sie nehmen die eigenthümlichen Formen der Wallriffe (Barriereriffe) und Atolle an, in welchen sich das Riff von dem älteren Festlande losgelöst hat.[1])

Allein nicht alle Korallen zeigen ein solches Vorkommen; während sich die eben geschilderte Art des Auftretens auf die grossen und namentlich mächtige Colonien bildenden Arten bezieht, gibt es eine Menge kleiner Formen, meist einzelne Polypen oder schwache Stöckchen, welche auch in kalten Gegenden und in bedeutenden Meerestiefen auftreten und in ihrer ganzen äusseren Erscheinung ebenso wie in den Lebensverhältnissen, unter welchen sie sich aufhalten, einen auffallenden Gegensatz zu den Riffbauern bilden. Dieser Contrast herrscht nicht nur in der Jetztwelt ausgesprochen, sondern er ist ein uralter, der sich schon in früher Vorzeit in den ältesten Formationen geltend macht. Im Silur und Devon so gut wie in Jura, Kreide oder Tertiär finden wir einerseits die Seichtwasserbildungen mit grossen Riffkorallen und in ihrer Begleitung grosse dickschalige Conchylien, Seeigel u. s. w., und daneben Ablagerungen aus tiefem Wasser, in

---

[1]) Die Hauptwerke über Korallenriffe: Darwin, The Structure and Distribution of Coral Reefs. — Dana, Corals and Coral islands. — Für die Tiefseekorallen vergl. namentlich: H. N. Moseley, On the Deep-Sea Madreporaria. Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, vol. II, 1881, pag. 127.

welchen sich nur einzelne kleine Korallen zerstreut finden.[1]) Ein ausgezeichnetes Beispiel für dieses Verhältniss liefern die Tertiärbildungen der Wiener Bucht; an den Rändern, den ehemaligen Ufern des Beckens, liegen in einem höheren Niveau, dem Gehänge des Randgebirges häufig angeschmiegt, die sogenannten Leithakalke, welche ihre Entstehung hauptsächlich Korallenstöcken und den mit diesen so häufig vergesellschafteten Kalkalgen *(Lithothamnium)* verdanken; gegen das Innere der Niederung dagegen, welches den mittleren und tieferen Theilen des ehemaligen Golfes entspricht, fehlt die Kalkbildung und an ihre Stelle treten Thone mit zahlreichen Schnecken, und zwischen diesen finden sich in geringer Zahl die Reste zierlicher Einzelkorallen, und ähnliche Fälle lassen sich aus den verschiedensten Formationen in Menge anführen.

Diese Eigenthümlichkeiten des Vorkommens, die Rolle, welche sie bei der Kalkbildung spielen, endlich die ausserordentliche Menge wohlerhaltener Reste, welche an vielen Punkten gefunden werden, verleihen den Korallen sehr grosse geologische Wichtigkeit; die paläontologische und morphologische Kenntniss derselben ist aber weit davon entfernt, ein befriedigendes Bild zu bieten. Es fehlt allerdings nicht an einer Unzahl von Gattungen und Arten, welche mit grosser Sorgfalt abgebildet und beschrieben worden sind; wenn man aber nach dem genetischen Zusammenhange der einzelnen Hauptgruppen oder nach der morphologischen Bedeutung mancher wichtiger Merkmale fragt, so erhält man keine genügende Antwort.

In der That sind die Schwierigkeiten, welche derartigen Untersuchungen entgegenstehen, ganz aussergewöhnlich grosse; in erster Linie ist das geologische Vorkommen der Korallen, ähnlich wie dasjenige der Schwämme, ein sehr unregelmässiges, aus manchen Formationen, namentlich aus Perm und Trias, sind bisher nur sehr wenige Vertreter beschrieben, während sie aus anderen, aus Silur, Devon, Kohlenkalk, oberem Jura, oberer Kreide u. s. w., in Menge vorliegen. Eine zweite Schwierigkeit liegt darin, dass einander ausserordentlich ähnlich gebildete Harttheile bei sehr verschiedenen Abtheilungen der Anthozoen vorkommen; die entscheidenden Merkmale verschiedener Hauptgruppen sind oft ausserordentlich versteckt und überaus schwer zu beobachten, ja in manchen Fällen müssen wir das Vorhandensein von untrüglichen Kennzeichen für die zoologische Stellung an den Skelettheilen geradezu in Abrede ziehen. Es geht das so weit, dass man unter Umständen bei fossilen Formen in vollständigem Zweifel ist, ob dieselben überhaupt den Anthozoen oder einer ganz anderen Abtheilung des Thierreiches zuzurechnen seien. Endlich kommt noch hinzu, dass auch unsere Kenntniss der lebenden Korallenthiere, namentlich in

---

[1]) Duncan, The Physical Geography of Western Europe during the Mesozoic and Cainozoic Periods, elucidated by their Coral Faunas. Quart. Journ. Geol. Soc., 1870, XXVI, pag. 51.

anatomischer Beziehung, eine sehr unvollkommene ist; die meisten mit Skelet versehenen Korallen sind entweder Tiefseethiere oder Bewohner der Tropen und daher den Untersuchungen verhältnissmässig schwer zugänglich, und überdies gibt es nur sehr wenige Abtheilungen des Thierreiches, in welchen das Studium des anatomischen Baues so ausserordentlichen technischen Schwierigkeiten begegnet als hier. Wenn wir von einzelnen Typen, wie den grossen, derben, aber skeletlosen Actinien absehen, sind die Weichtheile der übrigen Anthozoen sehr zarter Natur; fährt man in einem Boote über eine Korallenflur, so sieht man im Wasser die einzelnen Stöcke mit ausgebreiteten Thieren, die Tentakeln ausgestreckt, in brennenden, bunten Farben, aber bei der geringsten Berührung ziehen sich die Thiere zusammen, und holt man ein Exemplar aus dem Wasser, so wird der strauchartige, blendend rosenrothe Gegenstand als ein brauner, unscheinbarer Körper in die Höhe gebracht, und es findet sich, dass das kurz vorher für das Auge so liebliche, weiche, bunte Gebilde ein harter, rauher, mit braunem, dünnen Schleim überzogener Kalktuff ist" (Ehrenberg). In diesem contrahirten Zustande ist der Bau der Weichtheile überaus schwer zu enträthseln, und trotz vieler grossen Fortschritte in neuerer Zeit wissen wir doch noch viel zu wenig über diesen Gegenstand.

Gerade heute befindet sich unsere Auffassung der fossilen Korallen in einem ziemlich chaotischen Zustande; nachdem die Werke von Ehrenberg[1]) und Dana[2]) für das Studium der skeletführenden Korallen grundlegend gewirkt hatten, umfassten die grossartigen Arbeiten von Milne-Edwards und Haime die ganze Menge der lebenden und fossilen Formen und gaben für diese ein mit grosser Consequenz durchgeführtes und auf scharfer Beobachtung und geistvoller Verwerthung derselben beruhendes System.[3]) Allerdings stützen sich diese Arbeiten so ziemlich ausschliesslich auf die Untersuchung der Skelettheile, und die durchgreifende Gruppirung nach diesen musste naturgemäss zu vielen und grossen Unrichtigkeiten führen, die auf dem damaligen Standpunkte der Kenntniss nicht wohl zu vermeiden waren; jedenfalls aber war von diesem Gesichtspunkte aus ein vorläufiger Abschluss erzielt, und die weitere Forschung bewegte sich von da an durch einige Zeit ganz in der einmal vorgezeichneten Richtung In der Zwischenzeit aber schritt die Kenntniss der lebenden Formen, ihrer Anatomie und Entwicklungsgeschichte fort, durch eine Reihe wichtiger Arbeiten,

---

[1]) Ehrenberg, 1. Beiträge zur physiologischen Kenntniss der Korallenthiere im Allgemeinen und besonders des rothen Meeres; 2. Ueber die Natur und Bildung der Korallenbänke im rothen Meere. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1832.

[2]) Dana, United States exploring expedition. Zoophyta. Philadelphia 1846.

[3]) Milne-Edwards et Haime, Histoire naturelle des coralliaires. Paris 1857—1860. — Recherches sur les polypiers. Annales des sciences naturelles, 1848—1852. — Monographie des polypiers fossiles des terrains paléozoiques. Archives du Musée, 1851, vol. V. — Monograph of British fossil Corals. Palaeontographical Society, 1849, 1851, 1852, 1853, 1854.

die wir später kennen lernen werden, wurden manche Grundanschauungen als unhaltbar erwiesen, nach dem Skeletbaue miteinander vereinigte Formen zeigten sich als in Wahrheit weit voneinander verschieden, während durchaus unähnliche Skelete nach der Beschaffenheit der Thiere nahe Beziehungen zeigten. Natürlich wurde dadurch die ganze Auffassung in der tiefgreifendsten Weise beeinflusst, allein wenn auch heute die Auffassung von Milne-Edwards und Haime in vielen Punkten unhaltbar erscheint, so ist es doch noch nicht gelungen, in derselben umfassenden Weise die lebenden Formen in anatomischer Hinsicht zu untersuchen, wie es von jenen Forschern für die Gerüste geschehen war, und vor Allem ist es nun für eine Menge wichtiger fossiler Formen durchaus zweifelhaft, an welche lebende Typen sie sich zunächst anschliessen. Manches in dieser Beziehung wird wohl bald durch weitere Forschungen geklärt werden, für den Augenblick aber fehlt Zusammenfassung und Abschluss.

Ehe wir uns näher auf die Einzelheiten in dieser Richtung einlassen, ist es nothwendig, die allgemeine Beschaffenheit der Korallpolypen und ihrer Harttheile etwas näher kennen zu lernen. Die äussere Form eines Korallpolypen ist wohl allgemein bekannt; in jedem Aquarium, das überhaupt Meeresthiere enthält, sind die Actinien oder Seeanemonen mit ihren oft grellen Farben und den den Mund umgebenden zahlreichen Tentakeln zu sehen, welche in diese Abtheilung gehören. Die Gestalt eines Polypen ist meist cylindrisch oder kegelförmig, bisweilen auch flach ausgebreitet, die Mehrzahl mit der Unterseite angewachsen, in der Mitte der Oberseite mit einem Munde versehen, von dem aus das Magenrohr ins Innere hineinreicht. Die aus drei Lagen, dem Ektoderm aussen, dem Mesoderm in der Mitte und dem Entoderm innen bestehende Leibeswandung umschliesst die grosse innere Höhlung, den für alle Cölenteraten charakteristischen Gastrovascularraum, in welchen das Magenrohr vom Munde aus herabhängt. Von der Innenseite der Leibeswandung springen in dem inneren Hohlraume zahlreiche senkrechte Radialfalten sternförmig vor, die Gekrösefalten oder Mesenterialfalten, welche die Körperhöhlung in eine sehr stark wechselnde Zahl von Fächern eintheilen. Die Menge der Mesenterialfalten und daher auch die der eben genannten Fächer oder Taschen beträgt oft nur sechs, in der Regel aber weit mehr und kann an Zahl bis zu weit über hundert steigen; jede derselben endet an der Oberseite des Thieres, an der Mundscheibe, in einem fleischigen Tentakel, welche alle zusammen den Mund umgeben.

Solche Polypen treten oft einzeln auf, häufiger aber sind viele derselben zu einer Colonie vereinigt, indem entweder die einzelnen Individuen unmittelbar aneinander stossen, oder dieselben in eine gemeinsame Fleischmasse, das Cönosark, eingebettet sind.

Die Harttheile, welche von der grossen Mehrzahl der Korallpolypen ausgeschieden werden, sind überaus mannigfacher Art; manchen Typen allerdings,

und zwar den sogenannten Actinien fehlen dieselben ganz; bei der Mehrzahl der Alcyonarier oder Octactinien[1]) sind nur lose, kalkige, nadelartige Körper von mikroskopischer Kleinheit den Weichtheilen eingebettet.[2]) Am häufigsten findet man jedoch grössere, zusammenhängende, feste Gerüste, welche aus Kalk,[3]) selten aus horniger Substanz bestehen.

Derjenige, welcher mit der Naturgeschichte nicht näher vertraut ist, denkt wohl zunächst, wenn von Hartttheilen der Korallen die Rede ist, an die schönen verästelten Bäumchen der rothen Edelkoralle, die als Schmuck dienen; allein solche Bildungen gehören zu den sehr wenig verbreiteten und ausnahmsweise auftretenden Vorkommnissen, die sich nur bei einigen Alcyonariern und Antipathariern finden; es sind das feste innere Axen von Colonien, welche von der gemeinsamen Fleischmasse, dem Cönosark, rings umschlossen werden und diesem als Stütze dienen. Weitaus den verbreitetsten Fall stellen jedoch Gerüstbildungen dar, welche ihren Hauptsitz und Ausgangspunkt in den einzelnen Polypenindividuen haben und sich in erster Linie an deren Leibeswandung und an die Mesenterialfalten aufs Innigste anschliessen. Es machen sich in der Entwicklung derartiger Hartttheile viele Abweichungen geltend, als der häufigste und normale Fall aber kann das Auftreten eines »Mauerblattes« oder einer »Theca« und von »Sternleisten« (Sternlamellen) oder Septa gelten. Das Mauerblatt entspricht der Leibeswandung des Polypen und umgibt gleich dieser in kegelförmiger, cylindrischer oder flach ausgebreiteter Gestalt den inneren Körperhohlraum. Die Septa stellen gleich den Mesenterialfalten senkrecht stehende, radiale Lamellen dar, welche von dem Mauerblatte aus gegen das Innere des Körperhohlraumes einspringen, und deren Zahl wie diejenige der Mesenterialfalten den grössten Schwankungen unterworfen ist.

Das Mauerblatt fehlt bei manchen Gruppen Colonien bildender Formen vollständig, bei ihnen ist keine derartige Verkalkung der Aussenwandung vor-

---

[1]) Die Eintheilung der lebenden Anthozoen ist folgende:

I. Octactinien oder Alcyonarier, mit acht Mesenterialfalten und acht gefiederten Tentakeln.

II. Zoantharier, mit zwölf oder mehr Mesenterialfalten und Tentakeln.
- A. Antipatharier, mit innerer, horniger Axe (nicht fossil).
- B. Actiniarier, ohne Skelet (nicht fossil).
- C. Madreporarier *(Hexacorallia)*, mit kalkigem Skelet.
  1. Poritiden.
  2. Fungiden.
  3. Thamnastraeiden.
  4. Astraeiden.
  5. Oculiniden.

[2]) Vergl. namentlich: Kölliker, Icones histologicae, Bd. II. Leipzig 1865.

[3]) In der Regel kohlensaurer Kalk; in einzelnen Fällen wurden demselben nicht unerhebliche Mengen von kohlensaurer Magnesia beigemischt gefunden.

handen (Fungiden), und dann wird ein Zusammenhang der Kalktheile der einzelnen Zellen nur durch die Septa vermittelt. Auch diese letzteren zeigen in ihrer Ausbildung grosse Verschiedenheiten; bei manchen Korallen reichen sie vom Rande bis in die Mitte der Zelle und von deren unterstem Theile bis an den oberen Rand oder ragen selbst über diesen hinaus; bei anderen sind sie wenigstens in der Mitte der Zelle bedeutend niedriger als der Zellrand, oder sie erreichen von den Seiten her die Mitte gar nicht, oder sie sind ganz auf schwache Leisten oder Reihen von Dornen an der Innenseite des Mauerblattes reducirt; einigen Gruppen endlich fehlen die Septa ganz (einzelne Favositen *Chaetetes*, u. s. w.)

Auf der Aussenseite des Mauerblattes zeigt sich in der Regel eine Streifung (oft durch Ablagerung einer äusseren Hülle, der »Epithek« verdeckt,[1]) deren einzelne Streifen in der Regel den Septen im Innern oder den Zwischenräumen zwischen zwei Septen entsprechen; oft entwickeln sich die Streifen zu kräftigen, bisweilen dornentragenden Rippen; ja bei Colonien, in welchen die einzelnen Zellen sich nicht berühren, sondern mehr oder weniger weit voneinander entfernt sind, entwickeln sich aus den Rippen längere Leisten, welche sich gegen die Nachbarzellen hin erstrecken, mit den von diesen ausgehenden Leisten in Berührung treten und so die Verbindung zwischen den Hartheilen der einzelnen Individuen der Colonie herstellen (Costalsepta). Im Dünnschliffe unter dem Mikroskope betrachtet, zeigen sich die Septa aus drei Lagen zusammen-

---

[1]) Unter dem Namen Epithek versteht man eine kalkige Oberhaut, welche bald die Aussenwandung einzelner Zellen, bald die Basis ganzer Korallenstöcke überkleidet. Der ganze Begriff leidet sehr an Unklarheit, und es darf wohl heute bestimmt angenommen werden, dass man sehr verschiedene Dinge mit diesem Namen belegt hat, von welchen ein Theil sehr mit Unrecht in dieser Weise bezeichnet wird. So war man z. B. früher der Ansicht, dass bei der grossen paläozoischen Familie der Cyathophylliden gar keine echte Zellwandung vorhanden sei, sondern die Abgrenzung der Zellen nach aussen nur durch Epithek bewirkt werde, eine Auffassung, die sich eingehender Prüfung gegenüber als ganz unhaltbar erwies. In anderen Fällen hat man es mit einer einfachen Schutzbildung gegen die Angriffe von Parasiten zu thun. Als eine eigentliche Epithek wird man nach den Untersuchungen von G. v. Koch solche Gebilde bezeichnen dürfen, welche sich als eine Fortsetzung der zuerst verkalkenden Basalscheibe des Polypen gegen oben, getrennt von der Theca entwickeln und mit dieser erst später verschmelzen. Sehr grosser systematischer Werth dürfte jedenfalls dem Vorhandensein oder Fehlen der Epithek nicht beizumessen sein Vergl. K. v. Fritsch, Korallen aus den Nummulitenschichten von Borneo. Palaeontographica, Suppl.-Bd. III, S. 100. — Milaschewitsch in Becker-Milaschewitsch, Korallen der Nattheimer Schichten. Palaeontographica, Bd. XXI, S. 184. — Lacaze-Duthiers, Développement des coralliaires. Archives de zoologie expérimentale, 1873, II. pag. 320. — J. Felix, Kritische Studien über die tertiäre Korallenfauna des Vicentins nebst Beschreibung einiger neuer Arten. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, XXXVII, S. 421. — F. Frech, Ueber das Kalkgerüste der Tetrakorallen. Ebenda, S. 937. — G. v. Koch, Ueber das Verhältniss von Skelet und Weichtheilen bei den Madreporen. Morphologisches Jahrbuch, 1887, XII, 155.

gesetzt, einer dünnen mittleren Schicht, dem eigentlichen Urseptum, welches zu beiden Seiten von secundären Kalkablagerungen, dem sogenannten Stereoplasma, eingeschlossen ist.

Ausser den Septen kommen noch mehrfache andere feste, kalkige Theile im Innern der Zellen vor; so tritt bei vielen Korallen in der Mitte der Zelle, senkrecht von deren Basis aufsteigend, eine kleine, kalkige Säule (die »Columella«) auf, an welche die Enden aller Septa, unmittelbar oder noch durch kleine »Pfählchen« (bacilli, pali) getrennt, sich anschliessen; die Columella ist entweder von kreisförmigem Querschnitte oder in die Länge gezogen lamellenförmig, bisweilen kommt es auch vor, dass in der Mitte der Zelle die seitlichen Enden der Septa sich umeinanderwinden und dadurch ein einer Columella ähnliches Gebilde zu Stande kommt, eine falsche Columella.

Andere Gebilde im Innern des Kelches finden sich in den Räumen zwischen je zwei benachbarten Septen und verbinden diese miteinander; hieher gehören die »Synapticulae«, feine Kalkstäbchen, welche bei der Familie der Fungiden horizontal von einem Septum zum andern verlaufen; es sind das nicht selbstständige Skelettheile, sondern sie entstehen lediglich dadurch, dass das Stereoplasma der Sternlamellen an verschiedenen Stellen kleine warzenförmige Auftreibungen entwickelt, und durch das Zusammentreffen und die Verwachsung dieser Erhabenheiten von zwei Nachbarsepten entstehen die Synaptikeln.[1])

Ganz andere Bedeutung kommt den bei den Astraeiden vorkommenden Querblättchen oder »Traversen« zu, horizontalen Lamellen, welche von einem Septum zum andern verlaufen und eine vollständige Abkammerung der einzelnen Interseptalräume bewirken; dieselben treten in allen Interseptalräumen der betreffenden Formen, allerdings einander in Höhe nicht genau entsprechend, auf, und nur der oberste, von den höchstgelegenen Traversen abgegrenzte Raum der Zellen wird von den Polypen bewohnt, die tieferen Theile sind leer und vom Bewohner verlassen; wir müssen uns also den Vorgang in der Weise denken, dass der Polyp seine Zelle in die Höhe baut und nur die obersten Theile derselben bewohnt, den verlassenen Raum aber durch Kalkabscheidungen seiner Unterseite, die Traversen, abschliesst; es kommt also hier ein eigenthümliches, in die Höhe strebendes Wachsthumsverhältniss zum Ausdrucke, es findet »acrogenes« Wachsthum statt.[2]) In der Wesenheit des Vorganges stimmt damit auch das Auftreten von Querböden oder Tabulae bei zahlreichen Korallen der verschiedensten Abtheilungen überein, welche meist flach,

---

[1]) Pratz, Ueber die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Korallengattungen mit besonderer Berücksichtigung der Septalstructur. Palaeontographica, 1882/83, Bd. XXIX, S. 81. — Ortmann, Die systematische Stellung einiger fossiler Korallengattungen und Versuch einer phylogenetischen Ableitung der einzelnen Gruppen der lebenden Steinkorallen. Neues Jahrbuch für Mineralogie, 1887, II, S. 183.

[2]) Vergl. Ortmann a. a. O.

bisweilen auch gewölbt oder trichterförmig sich durch die ganze Breite der Zelle erstrecken und ebenfalls eine Abschliessung der oberen, vom Polypen bewohnten Theile der Zelle von den tieferen, verlassenen Partien bedingt.

Bei der grossen, in der paläozoischen Zeit auftretenden Abtheilung der Tetrakorallier oder Rugosen sehen wir häufig diese Böden in unvollkommener Weise entwickelt, indem sie nur in der Mitte der Zellen als einfache Lamellen ausgebildet sind, gegen die Aussenwandungen hin aber allmälig in ein blasiges Kalkgewebe übergehen, welches hier die tieferen Theile der Zellen vollständig ausfüllt; dadurch werden wir zu solchen Formen hinübergeführt, bei welchen der ganze Kelch mit Ausnahme des oberen Wohnraumes durch ein blasiges Kalkgewebe ausgefüllt ist (z. B. bei *Cystiphyllum*). Bei einigen werden auch die einzelnen Bläschen oder Maschen dieses Kalkgewebes ausserordentlich klein und zart, so dass sie mit freiem Auge nicht sichtbar sind und nur im Dünnschliffe unter dem Mikroskop sichtbar werden. Bei äusserlicher Betrachtung hat es ganz den Anschein, als ob eine ganz compacte Kalkmasse in der Tiefe der Zelle abgelagert wäre (z. B. *Goniophyllum Calceola*).

Dass bei Colonien bildenden Korallen häufig Septalrippen von einer Zelle zur anderen verlaufen, wurde schon erwähnt; von anderen Gebilden, welche ausserhalb der Zellen auftreten, ist namentlich bei Colonien das Vorkommen einer gemeinsamen Kalkmasse hervorzuheben, in welche die Zellen eingebettet sind; eine derartige dichte Kalkmasse wird als Cönenchym bezeichnet, ist dieselbe blasig, so nennt man sie Perithek.

Sehr mannigfaltiger Art ist die feinere Structur der Korallenzellen; bei den Alcyonariern, bei welchen in der Regel den Weichtheilen nadelartige Körper, die Sclerodermiten, eingelagert sind, lässt sich auch unter dem Mikroskope erkennen, dass die kalkigen Achsenskelete und ebenso bei gewissen Formen (*Tubipora,* Orgelkoralle) die verkalkten Zellen aus der Verschmelzung ebensolcher Sclerodermiten entstanden sind und deutliche Nadelstructur zeigen.[1]) Allein nicht bei allen Kalkgerüsten von Alcyonariern ist das der Fall und namentlich bei den ausgezeichnet entwickelten Stöcken von *Heliopora,* deren Zugehörigkeit zu den Alcyonariern nicht mehr bezweifelt werden kann, ist keine Spur von Nadelstructur zu entdecken,[2]) und man kann daher das Vorhandensein einer solchen zwar als einen entscheidenden Beweis für die Zugehörigkeit einer Form zu den Alcyonariern betrachten, nicht aber umgekehrt aus dem Fehlen

[1]) Vergl. Kölliker, Icones histologicae, Bd. II. — Nicholson in Proceed. Edinb. Roy. Soc., 1881/82, S. 219. — Nicholson, Note on the structure of the skeleton in the genera Corallium, Tubipora and Syringopora. Annals and Magazine of natural history, 1884, vol. XIII, pag. 29. — G. v. Koch, Das Skelet der Alcyonarier. Morphologisches Jahrbuch, 1878, IV 447.

[2]) Moseley, On certain Hydroid, Alcyonarian and Madreporarian Corals procured during the voyage of H. M. S. Challenger. II. On Heliopora and their allies. Challenger-Bericht, Zool., Bd. II, 1881.

dieser Structur darauf schliessen, dass man es mit keinem Alcyonarier zu thun habe.[1])

Bei den Madreporariern ist der feinere Aufbau des Skeletes und namentlich der Septa derart, dass einzelne Kalkknötchen auftreten, welche miteinander verwachsen; zunächst ordnen sie sich zu geradlinigen Reihen, zu Bälkchen oder Trabekeln an, welche ihrerseits wieder miteinander verwachsen und so die lamellenförmigen Sternleisten, die Kelchmauer u. s. w., bilden.[2]) Manchmal ist diese Verwachsung eine vollständige, so dass ein ganz compactes Kalkblatt entsteht, bei anderen treten die vorspringenden Theile der Kalkkörner an den einzelnen Trabekeln miteinander in Verbindung, es bleiben dann Lücken in der Lamelle, dieselbe ist porös. Die Poren treten in grosser Zahl auf, sie sind oft zu Reihen angeordnet, häufig auch nehmen sie stark überhand, sie sind ganz unregelmässig vertheilt, sie treten in Septen, Zellwand, Cönenchym, in allen kalkigen Theilen auf, die ein ganz lockeres, löcherig zerfressenes Aussehen erhalten; man hat die Formen, welche diese Eigenthümlichkeit zeigen, vielfach als eine gesonderte Abtheilung der Madreporarier unter dem Namen der Perforaten zusammengefasst und den porenlosen Typen, den Eporosen gegenübergestellt. Von Anderen ist diese Eintheilung verworfen worden, immerhin aber gilt auch diese Structureigenthümlichkeit als ein wichtiger Charakter. Wie man sich aber zu diesen Auffassungen auch verhalten möge, jedenfalls muss ein Punkt scharf im Auge behalten werden, dass nämlich, wenn man von Porosität in diesem Sinne redet, nur eine solche darunter verstanden werden kann, welche durch die primären Structureigenthümlichkeiten des Skeletes bedingt ist. Bei manchen Korallen, z. B. bei *Favosites*, treten vereinzelt in weiten Zwischenräumen einzelne grosse Oeffnungen auf, welche in den Colonien von einer Zelle zur anderen führen und wohl besser als Canäle denn als Poren bezeichnet werden. Diese Durchbohrungen sind in keiner Weise in der Structur der Septa bedingt, sie haben mit der Porosität der sogenannten Perforaten morphologisch durchaus nichts zu thun, und es ist daher durchaus unberechtigt, wenn man die Formen mit einzelnen grossen Oeffnungen in den Zellwandungen mit den Perforaten in nähere Verbindung bringen will.

Noch lange nicht hinreichend aufgeklärt sind die Beziehungen, in welchen Zellwand und Septa zu einander und zu den Weichtheilen des Polypen stehen;[3])

---

[1]) Vergl. auch Hickson, Structure and relations of Tubipora. Quart. Journ. Microsc. Soc., 1883, Bd. XXIII, 556.

[2]) Vergl. namentlich Pratz, Ueber verwandtschaftliche Beziehungen einiger Korallengattungen mit hauptsächlicher Berücksichtigung der Septalstructur. Palaeontographica, 1882, 83, Bd. XXIX, S. 81.

[3]) Für die folgenden Auseinandersetzungen vergl. namentlich: Lacaze-Duthiers, Développement des coralliaires. Archives de zoologie expérimentale, 1872, 1873, Bd. I, II. — G. v. Koch, Bemerkungen über das Skelet der Korallen. Morphologisches Jahrbuch, 1879, V,

man war lange Zeit hindurch der Ansicht, dass die wesentlichste und primäre Bildung die Zellwand sei, und dass die Septa nur Anhänge an diese darstellen; die Zellwand sollte in der mittleren Schicht der Körperwand, dem Mesoderm, entstehen, die Septa in der entsprechenden Schicht der Mesenterialfalten. Diese allgemein herrschende Auffassung wurde zunächst durch die Untersuchungen von Lacaze-Duthiers widerlegt, welcher zeigte, dass die Septa nicht Verkalkungen im Innern der Mesenterialfalten sein können, da sie nicht in diesen, sondern in den Zwischenräumen zwischen je zwei derselben stehen, eine Beobachtung, welche von den späteren Forschern bestätigt wurde; ebenso zeigte G. v. Koch bei einigen Formen von Korallen, dass die Zellwand sicher nicht vom Mesoderm der Körperwand abgesondert sein kann, indem die erstere frei nach innen von der letzteren liegt. Endlich ergab sich bei einer Anzahl von Formen, dass die Zellwand oder die Theca durchaus keine primäre, ja nicht einmal eine selbstständige Bildung ist, sondern in der Weise entsteht, dass die Septa sich an ihren äusseren Seitenrändern erweitern und dass diese Erweiterungen miteinander verwachsen. Der Gang der Skeletbildung ist im Allgemeinen ein derartiger, dass bei den jungen Korallenthieren zunächst der basale angeheftete Theil verkalkt, es bildet sich hier eine kalkige Scheibe, von dieser aus geht dann die Entwicklung der Septa von unten nach oben vor sich, und durch die Verbindung dieser letzteren entsteht die Theca. Dieses Verhältniss lässt sich auch an den erwachsenen Korallen im Dünnschliffe nachweisen, indem eine Grenze, eine Scheidungslinie zwischen Septen und Wand nicht vorhanden ist, wohl aber verläuft eine solche in jedem Interseptalraume in der Theca und gibt dadurch die Stelle zu erkennen, an welcher die Verwachsung der seitlichen Ausbreitungen der Septa stattgefunden hat.

Auffallenderweise scheinen sich durchaus nicht alle Korallen in dieser Beziehung gleich zu verhalten; es gibt auch zahlreiche Korallen, bei welchen Verwachsungslinien zwischen Septen und Theca vorhanden sind, diese letztere dagegen ein einheitliches und offenbar selbstständig gebildetes Stück bildet; Heider nimmt an, dass sich bei diesen Formen die Theca innerhalb des Mesoderms der Körperwand entwickelt, und er legt nicht ohne Grund diesem Um-

---

S. 316. — G. v. Koch, Mittheilungen über das Skelet der *Madreporaria*. Morphologisches Jahrbuch, 1883, VIII, S. 85. — G. v. Koch, Ueber das Verhältniss von Skelet und Weichtheilen bei den Madreporen. Morphologisches Jahrbuch, 1887, XII, S. 54. — G. v. Koch, Ueber die Entwicklung des Kalkskeletes von *Asteroides calicularis* und dessen morphologische Bedeutung. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, 1882, Bd. III, S. 284. — A. R. v. Heider, Korallenstudien. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1886, XLIV, S. 507. — Ortmann, Die systematische Stellung einiger fossiler Korallengattungen und Versuch einer phylogenetischen Ableitung der einzelnen Gruppen der lebenden Steinkorallen. Neues Jahrbuch für Mineralogie, 1887, Bd. II, S. 183. — Fr. Frech, Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, XXXVII, S. 928.

stande sehr grosses Gewicht bei; er ist geneigt, die ganze Menge der Madreporarier in zwei grosse Hauptgruppen zu zerlegen, in die »Euthecalia«, bei welchen die Theca selbstständig in der Körperwand entsteht, und in die »Pseudothecalia«, bei welchen eine selbstständige Theca nicht vorhanden ist, sondern das kalkige Mauerblatt durch Verbindung der seitlichen Ausbreitungen der Septa entsteht. Auffallend ist dabei allerdings, dass nach Heider die Euthecalia und Pseudothecalia mit keiner der jetzt angenommenen Familien oder Gruppen der Madreporarier zusammenfallen, sondern mehrfach beiderlei Typen in einer und derselben Familie vereinigt worden sind. Nach Ortmann wäre das nicht der Fall, sondern unter den sechszähligen Madreporariern mit compactem Skelet wären die Astraeiden pseudothecal, die Oculiniden[1]) wahrscheinlich euthecal, während bei den Fungiden (wenigstens bei den Colonien) eine eigentliche Kelchwand fehlt. Ortmann hebt hervor, dass bei der letzteren Familie die Synaptikeln auftreten, locale Verschmelzungen der Nachbarsepta, welche sich über die ganze Septalfläche zerstreut finden, während bei den Astraeiden eine solche Verbindung auf den äusseren Seitenrand beschränkt ist, hier aber von oben bis unten stattfindet und dadurch die Pseudotheca entsteht; er betrachtet daher diese letztere als ein den Synaptikeln der Fungiden homologes Gebilde.

Jedenfalls sind es Thatsachen von grosser Wichtigkeit, welche die neueren Forschungen über Korallen hier kennen lehren; leider aber sind die Untersuchungen darüber noch sehr jungen Datums und konnten daher noch nicht über eine hinreichende Menge verschiedener Formen ausgedehnt werden, um einen hinreichenden Ueberblick zu gewähren. Das Auftreten zweier sehr verschiedener Bildungsarten der Zellwand wird in vieler Hinsicht eine neue Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse mit sich bringen, aber selbst für die jetzt lebenden und die ihnen nahe verwandten tertiären und mesozoischen Korallen können wir die Thatsachen noch bei Weitem nicht überblicken; für die sehr abweichenden paläozoischen Formen sind wir in dieser Beziehung fast besser orientirt; nach den Untersuchungen von G. v. Koch und Fr. Frech[2]) scheint bei den paläozoischen Tetrakoralliern jedenfalls vorwiegend die Theca aus der Verschmelzung der Septalenden entstanden; für die Tabulaten wird man dagegen in der Regel die Bildung eines selbstständigen Mauerblattes annehmen müssen.

Von ausserordentlicher Bedeutung für das Verständniss des Baues der Korallen und der verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Abtheilungen

---

[1]) Oculiniden im weitesten Sinne mit Einschluss der Turbinoliden, Stylophoriden u. s. w. Es ist jedoch zu bemerken, dass G. v. Koch seine ersten Beobachtungen über pseudothecale Bildung der Zellwand gerade an einer Turbinolide, an *Caryophyllia cyathus*, gemacht hat.

[2]) G. v. Koch, Ueber die Structur von *Pholidophyllum Loveni* und *Cyathophyllum sp.* aus Konieprus. Palaeontographica, 1881, XXVIII, S. 213. — Fr. Frech, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, XXXVII, S. 937.

zu einander ist Zahl, Grösse, Stellung und Reihenfolge der Septa in den Zellen; hierin herrscht jedoch so grosse Mannigfaltigkeit, dass es kaum möglich ist, eine zusammenfassende Darstellung zu geben; wir werden uns bei Besprechung der einzelnen Abtheilungen, eingehend mit diesem Gegenstande beschäftigen. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass bei erwachsenen Exemplaren der jetzt lebenden und geologisch jüngeren Typen die Stellung der Sternlamellen eine strahlenförmige ist, indem nach verschiedenen Richtungen hin sich gleichartige und gleichnamige Elemente um den Mittelpunkt gruppiren, während bei ganz jungen Exemplaren, sowie bei vielen der geologisch alten, paläozoischen Formen mit voller Bestimmtheit zweiseitig symmetrische Lagerung zu erkennen ist. Es ist das um so bemerkenswerther, als gerade die Korallen, nach den älteren Anschauungen, als die unverfälschtesten Vertreter der »Radiaten« der Strahlthiere galten, und auf diese Art der Anordnung der allergrösste Werth gelegt wurde und noch vielfach gelegt wird; zugleich wurde stets der strahlige Bau als ein niedrigerer, unvollkommenerer, ursprünglicherer betrachtet, und gewiss wenigstens soferne mit Recht, als die Strahlthiere im Allgemeinen tiefer stehende Organisation zeigen als die Bilateralthiere. Bei den Korallen aber weisen alle Anzeichen darauf hin, dass die zweiseitig symmetrische Entwicklung die ursprüngliche ist, und die strahlige sich aus dieser entwickelt habe, eine Erscheinung, welche mit den vielfach verbreiteten Ansichten, dass mit der Veränderung der Organismen gesetzmässig eine Vervollkommnung und ein Fortschritt verbunden sei, in unlösbarem Widerspruche steht.

Wie bei den Schwämmen, so tritt auch bei den Anthozoen und überhaupt bei den Cnidariern die Erscheinung der Colonieen- oder Stockbildung, die Vereinigung zahlreicher Individuen zu einer zusammenhängenden Masse und ökonomischen Einheit, in ausgedehntester Weise auf und erreicht namentlich bei den Korallen ganz ausserordentliche Entwicklung und grosse Bedeutung. Um Wesen und Entstehung dieser Stöcke zu verstehen, müssen wir auf die Art der Fortpflanzung der Korallenthiere zurückgreifen, welche in zweierlei Weise, geschlechtlich und ungeschlechtlich, erfolgt. Bei der geschlechtlichen Vermehrung entwickelt sich aus dem Ei, eine kleine, frei schwimmende Larve, die sich nach einiger Zeit fortsetzt und sich wieder zu einem normalen Polypen ausbildet. Auf diese Weise wird sich also nie eine Colonie bilden können. Anders verhält es sich dagegen mit der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Knospung und durch Theilung; bei der letzteren theilt sich ein Polyp der Länge nach in zwei Hälften, die sich dann zu vollständigen Individuen ergänzen, bei der Knospung dagegen entsteht an irgend einer Stelle des Mutterthieres oder an der gemeinsamen Masse eines Polypenstockes eine Knospe, eine kleine Erhabenheit, die sich allmälig zu einem vollständigen Polypen entwickelt. Das auf diese Weise neu entstandene Individuum kann sich nun vom Mutterthiere loslösen und sich ganz selbstständig festsetzen, oder es bleibt in Verbindung mit diesem,

dann findet Coloniebildung statt. Der letztere Vorgang ist bei den Formen mit festem Skelete die fast allgemeine Regel, ja man glaubte vielfach, dass bei diesen eine Loslösung überhaupt nicht vorkomme. Diese Ansicht ist allerdings nicht richtig,[1]) aber immerhin sind doch nur ziemlich seltene Ausnahmen bekannt. So wird ein einzelner Polyp durch fortwährende Wiederholung der Knospung oder Theilung zum Ausgangspunkte für die Entstehung einer Colonie, welche unter Umständen riesige Grösse erreichen kann. Die domförmigen Bauten der Asträen und Mäandrinen können einen Durchmesser von 8 Meter erreichen, die Poriten führen plump baumförmige Gerüste bis zu einer Höhe von 6 Meter auf, und Myriaden von Individuen sitzen auf diesen ungeheuren Stöcken; aber nicht die ganze Masse besteht aus lebenden Zellen, das Innere ist verlassenes und abgestorbenes Kalkgerüste und nur die äusserste Oberfläche ist von lebenden Thieren bedeckt, die an den riesigen Domen der Asträen kaum 12 Millimeter, an den Poriten nicht mehr als 4 Millimeter weit ins Innere reichen. Wie lange ein solcher Korallenstock von der geschilderten Grösse zu seiner Ausbildung braucht, ist noch nicht bestimmt ermittelt, doch sind Anhaltspunkte für die Meinung vorhanden, dass hiezu weit mehr als ein Menschenalter nothwendig ist.

Auch abgesehen davon, dass Knospung und Theilung die Bildung der Colonien bedingen, bieten diese Vorgänge in vieler Beziehung grosses Interesse; die einzelnen Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung sind nicht nur für die Gestaltung der Stöcke massgebend, sondern deren Auftreten auch vielfach charakteristisch für einzelne grössere Abtheilungen der Korallen. Anfangs unterschied man zunächst Theilung und Knospung als zwei sehr wesentlich voneinander verschiedene Vorgänge, und in der Knospenbildung selbst wurden wieder drei Typen festgehalten, nämlich die Knospung aus dem Inneren der Kelche, von der Seitenwand des Kelches und von Stolonen oder Wurzelausläufern, welche von der Basis des Kelches ausgehen, respective von Ausbreitungen, welche hier entstehen. Mit der fortschreitenden Kenntniss der zahlreichen Formen ergab es sich aber bald, dass Theilung und Knospung Vorgänge darstellen, die in keinem schroffen Gegensatze zu einander stehen, dass andererseits bei der Knospung eine viel grössere Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auftritt, als man ursprünglich vermuthet hatte.[2]) Es scheint allerdings auf den ersten

[1]) C. Semper, Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen und über das M. Edwards-sche Wachsthumsgesetz der Polypen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 1872, Bd. XXII. Heft 2. — Vergl. auch Stutchbury, An Account of the Mode of growth of young Corals of the genus Fungia. Transact. Linn. Soc., 1830, vol. XVI, pag. 493. (Letztere Arbeit habe ich nicht benützt.)

[2]) Abgesehen von den älteren Werken von Dana, Milne-Edwards und Haime vergl. namentlich: Semper a. a. O. — G. v. Koch, Die ungeschlechtliche Vermehrung (Theilung und Knospung) einiger paläozoischer Korallen, vergleichend betrachtet. Palaeontographica, 1882/83, Bd. XXIX. — Klunzinger, Die Korallen des rothen Meeres. Berlin 1877—1879. — Th. Studer, Ueber Knospung und Theilung bei Madreporariern. Bern, Mittheilungen der

Blick etwas befremdend, dass Theilung und Knospung nicht wesentlich voneinander verschieden seien, allein wenn die Unterschiede zwischen beiden in ihrer extremen Ausbildung auch gross genug sind, so finden sich doch so viele und mannigfaltige Zwischenstufen, dass eine scharfe Scheidung schwer, ja in manchen einzelnen Fällen geradezu unmöglich wird. Ganz besonders gilt das von den Versuchen, an den fertigen Zellen zu unterscheiden, auf welche Weise sie sich gebildet haben, es ist daher auch der Versuch, den Unterschied zwischen Theilung und Knospung überhaupt bei der Eintheilung der Korallen zu verwerthen, von zweifelhaftem Werthe. Am meisten wird es sich empfehlen, mit G. v. Koch, welchem wir die wichtigsten Untersuchungen über diesen Gegenstand verdanken, zunächst zwischen Neubildung von Zellen innerhalb und solcher ausserhalb des Kelches, oder mit lateinischem Ausdrucke zwischen intracalicinaler und intercalicinaler Neubildung zu unterscheiden.

Unter den Neubildungen innerhalb des Kelches (intracalicinal) tritt uns in erster Linie die eigentliche Theilung und Theilungsknospung entgegen, bei welchen die jungen Kelche die unmittelbare Fortsetzung des Mutterkelches bilden; aus der Mauer der letzteren bilden sich die Mauern der ersteren, aus den Septen jener die Septa dieser, und der Vorgang besteht wesentlich darin, dass von der Mauer oder Theca der Mutterzelle eine Fortsetzung sich ins Innere des Kelches hinein erstreckt, sich hier mit einer zweiten Fortsetzung von aussen verbindet und in dieser Weise die ursprüngliche Zelle in zwei Theile scheidet. Sind diese gleich oder annähernd gleich gross, und geht das neugebildete Mauerstück durch das Centrum der alten Zelle oder in dessen unmittelbarer Nähe vorbei, so spricht man von echter Theilung, ist dagegen die eine der neugebildeten Zellen erheblich kleiner als die andere, so wird die erstere als durch Theilknospung entstanden betrachtet.

Sehr häufig findet die Theilung der Kelche nur in unvollständiger Weise statt, die Scheidung der beiden Theilstücke durch eine neugebildete Wand bleibt unvollkommen, und die beiden Tochterzellen bilden dann zusammen einen scheinbar einheitlichen, in die Länge gezogenen Kelch, und da dieser Vorgang sich mehrfach wiederholt, so können auf diese Weise ausserordentlich lang gezogene Zellreihen entstehen, die häufig in unregelmässiger Weise hin- und hergebogen sind, es bilden sich mäandrinische Korallenstöcke, welche sich in der Familie der Asträiden zu grosser Mannigfaltigkeit entwickeln. (Vergl. Fig. 45, S. 254.)

---

naturforschenden Gesellschaft aus dem Jahre 1880. — Lindström, Om de palaeozoiska Formationernas operkelbäranda Koraller. Bihang till Svenska Vetensk. Akademiens Handlingar, 1882, Bd. VII, Nr. 4. — W. Waagen, Palaeontologia Indica, ser. XIII. Salt-Range Fossils I. Productus Limestone Fossils. Coelenterata. Calcutta 1886. — Fr. Frech, Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, Bd. XXXVII, S. 928.

Theilung und Theilknospung kommen durchaus nicht bei allen Korallen vor; sie treten namentlich unter den geologisch jüngeren Madreporariern aus der Abtheilung der sechsstrahligen *Hexacorallia* auf und finden hier, namentlich bei den Asträiden ausserordentliche Verbreitung. Ausser bei den Hexakoralliern findet sie sich nur noch bei einigen Gattungen der paläozoischen Abtheilung der Tabulaten vor (Fig. 45).[1])

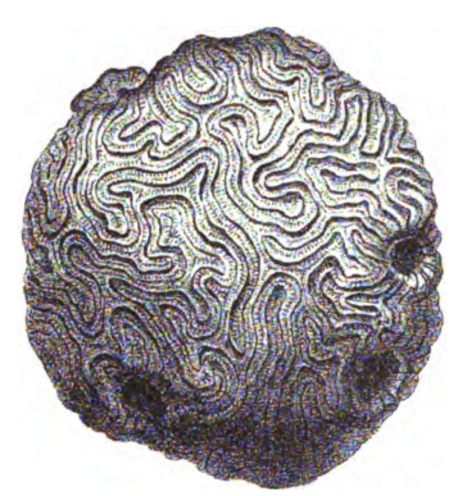


Fig. 45. *Diploria flexuosissima*, eine Mäandrine aus dem vicentinischen Eocän, nach Reuss.

Die beiden anderen Arten der Innenknospung, welche als die Septalknospung und als die Endothecarknospung (Tabularknospung) bezeichnet werden, treten nur bei der paläozoischen Abtheilung der Tetrakorallier auf, welche aller Wahrscheinlichkeit nach ebenfalls zu den Madreporariern gerechnet werden müssen. Bei der Septalknospung, welche nur bei wenigen Tetrakoralliern, namentlich bei der Gattung *Stauria* beobachtet wurde, entsteht die Wandung der neuen Zelle zur einen Hälfte aus der Wandung der Mutterzelle, zur andern Hälfte entsteht sie aus Septen der letzteren.[2]) Weit verbreiteter ist dagegen die Endothecarknospung, welche die bei den Tetrakoralliern weitaus am meisten verbreitete Art der ungeschlechtlichen Vermehrung darzustellen scheint. Hier sieht man, dass an dem obersten der Querböden oder bodenähnlichen Gebilde, oder an der Oberfläche der blasigen Endothek, welche bei diesen Formen aufzutreten pflegen, sich eine Aufstülpung nach oben einstellt, welche zusammen mit einem Stücke der alten Zellwand die Theca des neuen Kelches bildet. Einen damit nahe verwandten Fall dürften Knospenbildungen darstellen, welche Lindström an der Innenseite des Deckels, wie er manchen Tetrakoralliern eigen ist, allerdings nur bei einer einzigen Art, bei *Rhizophyllum elongatum* beobachtete; wohl ist in diesem letzten Falle die Möglichkeit nicht vollständig ausgeschlossen, dass es sich um junge, aus Eiern entwickelte Individuen handle, welche sich zufällig gerade an dem Deckel festgesetzt haben, doch ist dies ziemlich unwahrscheinlich, und wir haben es wahrscheinlich mit einem eigenthümlichen Falle von Innenknospung zu thun.

---

[1]) Nach Fr. Frech soll überaus selten auch bei Tetrakoralliern Theilung vorkommen. — Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, Bd. XXXVII, S. 944.

[2]) Vergl. auch das unten über die ungeschlechtliche Vermehrung der Gattung *Battersbyia* Gesagte.

Unter den Fällen der Vermehrung durch Aussenknospung (extracalicinale oder intercalicinale Knospung) ist in erster Linie die überaus verbreitete und in so ziemlich allen Ordnungen der Korallen, mit Ausnahme der Tetrakorallier, vorkommende Zwischenknospung zu erwähnen, bei welcher in dicht gedrängten Stöcken eine Neubildung zwischen den einzelnen sich berührenden Kelchen stattfindet und die neu entstandene Zelle mit ihrer ganzen Aussenfläche in Berührung mit den älteren Nachbarkelchen steht. Damit dürfte vermuthlich eine andere Art der Vermehrung in naher Beziehung stehen, welche namentlich bei kleinen, aus wenigen Individuen bestehenden Colonien von Hexakoralliern nicht selten zu beobachten ist, indem von einer grösseren Zelle jüngere an verschiedenen Stellen aus der Seitenwandung hervorstehen, häufig rechtwinklig zu dieser; man könnte glauben, dass hier eine Knospung unmittelbar aus der Seitenwand stattgefunden habe, allein die Untersuchungen von Th. Studer haben gezeigt, dass dem nicht so ist; die Tochterzellen haben sich als Knospen von dem Oberrande der Mutterzelle entwickelt, als diese noch kleiner war, und später, als die letztere in die Höhe wuchs, blieben die neugebildeten Zellen an ihrer ursprünglichen Stelle zurück, über welche sich der Rand der Mutterzelle hoch emporschob.

Eine weitere verbreitete Art der Aussenknospung bildet die Cönenchymknospung, deren Wesen in dem Namen schon hinreichend ausgedrückt ist. Als eine letzte Art endlich ist die Stolonenknospung zu nennen, bei welcher die Kelche einer Colonie durch hohle Ausläufer miteinander in Verbindung stehen, welche ihrerseits Knospen entwickeln. Diese eigenthümliche Art der Vermehrung ist nur bei wenigen, aber sehr verschiedenartigen Gattungen bekannt; wir finden sie bei der lebenden Sippe *Tubipora,* der bekannten Orgelkoralle, welche nächst *Heliopora* unter den lebenden Alcyonariern allein verkalkte Zellen besitzt. Sie tritt ferner bei einer Gattung der Tetrakorallier, bei *Syringophyllum,* auf und endlich bei einigen wenigen Gattungen der paläozoischen Tabulaten, wie *Syringopora, Aulopora* u. s. w. Eine ähnliche, sehr merkwürdige Erscheinung hat Lindström bei einer gedeckelten Tetrakorallierart aus dem oberen Silur der Insel Gothland bei *Rhizophyllum elongatum* beobachtet, bei welchem eine einzelne Zelle an ihrer Aussenwandung zahlreiche stolonenartige Röhren entwickelt, die sich zu Tochterzellen ausbilden.[1])

Tetrakorallier.

An einer früheren Stelle wurde kurz die Eintheilung der lebenden Anthozoen mitgetheilt; die Einreihung der fossilen Formen in dieses System bietet

---

[1]) Möglicherweise kommt den Wurzelausläufern, wie sie bei *Omphyma* auftreten, eine analoge Bedeutung zu.

erhebliche Schwierigkeiten. Die tertiären und mesozoischen Korallen stehen allerdings denjenigen der Jetztwelt so nahe, dass nur in wenigen Ausnahmsfällen Schwierigkeiten eintreten, die paläozoischen Typen dagegen zeigen so viele auffallende Eigenthümlichkeiten, und ihre Beziehungen zu den späteren Vertretern der Abtheilungen sind noch so wenig festgestellt, dass ein ganz sicheres Urtheil über dieselben noch nicht möglich ist. In dem Systeme von Milne Edwards und Haime sind die paläozoischen Korallen wesentlich in drei Gruppen gebracht; die eine derselben, die Rugosen, für welche später ziemlich allgemein der Name der *Tetracorallia* eingeführt wurde, ist ausschliesslich auf die paläozoische Zeit beschränkt und umfasst eine sehr grosse Menge Gattungen und Arten. Diese Abtheilung wird noch heute von der grossen Mehrzahl aller Forscher als eine berechtigte und selbstständige Abtheilung betrachtet. Eine zweite, ebenfalls ausschliesslich paläozoische Abtheilung, die aber nur sehr wenige Formen umfasst, sollten die *Tubulosa* bilden, die aber später, als nicht wesentlich, von der folgenden dritten Abtheilung, von den Tabulaten, verschieden erkannt wurden. Diese Tabulaten umfassen eine grosse Menge sehr mannigfaltiger Gattungen, welche ihren Hauptsitz in den paläozoischen Ablagerungen finden, aber auch eine Anzahl von Vertretern in mesozoischen und tertiären Bildungen, so wie in der Jetztzeit, haben sollten. Die nähere Untersuchung der letztgenannten Formen hat nun ergeben, dass diese keine einheitliche Gruppe darstellen, sondern, dass einzelne zu den Alcyonariern, andere zu den Hydrozoen, wieder andere zu verschiedenen Gruppen der Hexakorallier gehören. Dadurch wurde der Anstoss gegeben, nun auch die verschiedenen, geologisch alten Tabulaten mit denselben Typen recenter Formen in Beziehung zu bringen; in der That sind solche Gliederungen der paläozoischen Tabulaten mehrfach vorgenommen worden, allein meist auf ziemlich unzureichende Anhaltspunkte hin, in Folge dessen sind gerade hier die Ansichten überaus verschieden und schwankend, ja wir befinden uns noch in einem so wirren Anfangsstadium des Verständnisses, dass jede Vermehrung der sicher festgestellten Thatsachen die Schwierigkeiten zu vermehren statt zu vermindern scheint.

Wir beschäftigen uns in erster Linie mit den Tetrakoralliern oder Rugosen,[1]) welche vom Silur bis zum Kohlenkalke in ausserordentlicher Menge

---

[1]) Ausser den älteren Fundamentalwerken von Goldfuss, Dana, Milne-Edwards und Haime vergl. namentlich: de Koninck, Nouvelles recherches sur les animaux fossiles du terrain carbonifère de la Belgique. Mémoires de l'académie royale de Bruxelles, 1872, vol. XXIX. — Lindström, Några jakttagelser öfver Zoantharia rugosa. Ofversigt af Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 1865. — Lindström, Om twenna nya obersiluriska Koraller från Gothland. Ibid. 1868. — Kunth, Beiträge zur Kenntniss fossiler Korallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1869, Bd. XXI, S. 1, 647; 1870, Bd. XXII, S. 81. — M. Duncan, Report on British fossil Corals. Reports of the British association, 1871, vol. XLI, pag. 116. — Lindström, Förteckning på Svenska undersiluriska Koraller. Ofvers. Vetensk. Akad.

und Mannigfaltigkeit vorkommen, während sie in der cambrischen Formation, wie überhaupt alle echten Korallen, zu fehlen, und in der permischen Formation nur mehr durch wenige Arten vertreten zu sein scheinen. Wir finden unter ihnen sowohl Einzelkorallen, als Colonien, welch' letztere sich durch Tabularknospung, Septalknospung, Zwischenknospung, in einzelnen Fällen durch Stolonenknospung vergrössern, während Theilung und Theilknospung nur ganz vereinzelt aufzutreten scheinen; ein echtes Cōnenchym fehlt den Stöcken. Innerhalb der Zelle finden sich, ausser den Septen und einer allerdings nur selten vorhandenen Columella, in der grossen Mehrzahl der Fälle noch Ausfüllungsgebilde (Endothekargebilde), unter welchen namentlich Querböden und blasiges Gewebe, oder eine Combination beider, die Hauptrolle spielen (Fig. 46); Theca und Septa sind fast ausnahmslos ohne Poren.



Fig. 46. *Omphyma subturbinatum* aus oberem Silur von Gotland. Längsschnitt, welcher im Innern der Zelle Böden und blasiges Gewebe combinirt zeigt.

All' diese Kennzeichen sind von Wichtigkeit, aber nicht von entscheidender Bedeutung. Das charakteristische und untrügliche Merkmal der *Tetracorallia* liegt in der Anordnung der Septa im Innern des Kelches. Schon lange war es bekannt, dass eine Anordnung nach der Vierzahl Regel ist, während bei den geologisch jüngeren Korallen mit wohl entwickelten Sternlamellen (Hexakorallier) die Gruppirung nach der Sechszahl fast ausnahmslos vorherrscht. Es ist

---

Afhandl. Stockholm 1873, Nr. 4. — Lindström, Ueber silurische Korallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1873, Bd. XXV, S. 745. — Dybowski, Monographie der *Zoantharia sclerodermata rugosa* aus der Silurformation Esthlands, Nord-Livlands und der Insel Gotland. Archiv für die Naturkunde Liv-, Esth- und Kurlands, 1874, Bd. V. — J. Thomson and H. A. Nicholson, Contributions to the study of the chief generic types of the palaeozoic corals. Annals and Magazine of natural history, 1875 and 1876, vol. XVI, XVII, XVIII. — H. A. Nicholson, Description of the Corals of the Silurian and Devonian systems. Report of the Geol. Survey of Ohio, 1875, vol. II. (Vergl. auch Annals and Magazine of natural history, 1876, vol. XVIII, pag. 85.) — Rominger, Geological Survey of Michigan, Lower Peninsula. — F. Römer, *Lethaea palaeozoica*, 1883. — Lindström, Om de palaeozoiska Formationernas operkelbäranda Koraller. Bihang till Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, vol. VII (4). — Lindström, Index to the generic names applied to the Corals of the palaeozoic formations. Bihang till Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 1883, vol. VIII, Nr. 9. — Lindström, Ueber *Rhizophyllum Gervillei* aus dem Altai. Verhandlungen der mineralogischen Gesellschaft in Petersburg, 1884. — Schlüter, Ueber einige Anthozoen des Devon. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1881, Bd. XXXIII, S. 75. — Frech, Die Korallen des Oberdevon in Deutschland. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, Bd. XXXVII, S. 21. — Frech, Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Ebenda, S. 928. — Frech, Die Cyathophylliden und Zaphrentiden des rheinischen Mitteldevon. Paläontolog. Abhandlungen von Dames und Kayser, Berlin 1886, Bd. III.

das jedenfalls ein wichtiger Unterschied, allein nach der früheren Auffassung, nach welcher der Bau in dem einen wie in dem andern ein strahliger sein sollte, konnte demselben kein durchgreifender Werth beigelegt werden. Erst durch die bahnbrechenden Arbeiten von Kunth wurde der Nachweis geliefert, dass die Anordnung der Septa bei den Tetrakoralliern überhaupt keine strahlige, sondern eine zweiseitig symmetrische ist, und damit war ein Kennzeichen von allergrösstem morphologischem Werthe gewonnen.

Der Nachweis dieser Erscheinung ist allerdings oft sehr schwierig, da die Zweiseitigkeit bei vielen Formen nur in früher Jugend deutlich entwickelt ist, und überdies gerade die zuerst gebildeten Theile der Zellen bei der Colonienbildung verdeckt oder durch Anheftung verzerrt sind. Es wäre vielleicht nie gelungen, für die grosse Mehrzahl der Gattungen die zweiseitige Entwicklung nachzuweisen, wenn nicht eine Eigenthümlichkeit der Korallenzellen zu Hilfe käme. Es wurde früher erwähnt, dass auf der Aussenseite der Korallenzellen Streifen oder Rippen zu beobachten sind, welche ihrer Lage nach den Linien[1]) entsprechen, in welchen im Innern des Kelches die Septa an die Theca anstossen. Es geben also diese Streifen schon von aussen die Lage der Septa an, und man kann so die Anordnung dieser in manchen Fällen noch erkennen, in welchen das auf anderem Wege nicht möglich ist. Wenn man aufmerksam die Oberfläche einer für derartige Untersuchung geeigneten Einzelkoralle, z. B. einer Form aus der Gattung *Streptelasma* betrachtet (vergl. die Abbildung S. 265), so findet man bald unter den zahlreichen Streifen einen, welcher eine Ausnahmsstellung einnimmt, indem von demselben nach zwei Seiten wie in der Fahne einer Feder andere Streifen fiederstellig ausgehen. Ausser dieser Linie, welche in der beistehenden Zeichnung deutlich sichtbar ist, findet sich jederseits noch eine weitere Linie, von welcher in derselben Weise, aber nur nach einer Seite, also einseitig fiederstellig, Streifen ausstrahlen. Auf diese drei Centra gehen alle Streifen der Oberfläche zurück, mit Ausnahme eines einzigen, welcher der zuerst genannten Linie gerade gegenüber in der Spitze der Zelle entspringt und von da aus bis zum Oberrande der Zelle verläuft, ohne mit irgend einer der anderen Linien in Berührung zu kommen. In rein schematischer Darstellung würde sich demnach die Zeichnung auf der Oberfläche eines derartigen Tetrakoralliierkelches in der nachstehenden Weise wiedergeben lassen, wobei die Zelle mit ihrer Spitze nach oben gegen den Beschauer gerichtet ist (Fig. 47).[2])

Dasselbe, wie von den Streifen der Oberfläche, gilt natürlich auch von der Anordnung der Septa im Innern der Zelle, da ja jedem von diesen ein Streifen

---

[1]) Resp. den Zwischenräumen zwischen zwei derartigen Linien.

[2]) Diese Anordnung der Streifen auf der Oberfläche rugoser Einzelkorallen war schon vor Kunth von Ludwig beobachtet und als Merkmal der Tetrakorallier bezeichnet, ihre Bedeutung aber verkannt worden. Vergl. Rud. Ludwig, Zur Paläontologie des Ural. Palaeontographica, 1861, Bd. X.

auf der Aussenseite entspricht; wir sehen also von allen Septen der Koralle nur vier, nämlich die den Linien *h*, *s*, *g*, *s* der beistehenden Zeichnung entsprechenden, bis zur Spitze der Zelle reichen, welche zuerst in den frühesten Wachsthumsstadien gebildet sind. Von diesen vier Primärsepten wird das Septum *h* als das **Hauptseptum**, *g* als das **Gegenseptum**, die beiden Septa *s* als **Seitensepta** bezeichnet; die beiden Quadranten der Zelle, welche zwischen dem Hauptseptum und einem Seitenseptum liegen, heissen **Hauptquadranten**, die von dem Gegenseptum und einem Seitenseptum eingeschlossenen heissen **Gegenquadranten**. Das Wachsthumsgesetz lässt sich demnach folgendermassen ausdrücken: In den Hauptquadranten gehen alle secundären Septa vom Hauptseptum aus und stellen sich parallel zu den Seitensepten; dagegen gehen in den Gegenquadranten die secundären Septa von den Seitensepten aus und stellen sich parallel zum Gegenseptum. Natürlich sind in den beiden Hauptquadranten die neben dem Hauptseptum gelegenen Secundärsepta die jüngsten, die neben dem Seitenseptum gelegenen die ältesten; in den Gegenquadranten liegen die ältesten Secundärsepta neben dem Gegenseptum, die jüngsten neben dem Seitenseptum. Wir haben also hier ausgezeichnet zweiseitig symmetrische Anordnung.

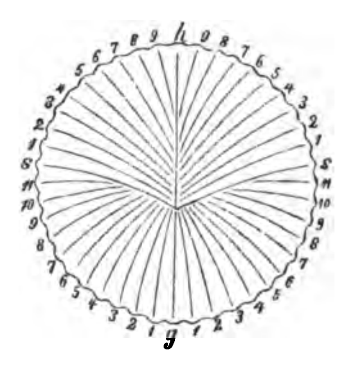


Fig. 47. Schematische Darstellung eines Tetrakoralllierkelches, von der unteren Spitze gesehen, nach Kunth. *h* Hauptseptum, *g* Gegenseptum, *s* Seitenseptum.

Bei *Streptelasma* und bei einer Reihe anderer Gattungen können diese Verhältnisse mit Leichtigkeit nachgewiesen werden, um so schwieriger wird dagegen die Aufgabe bei anderen; bei vielen ist in Folge von Colonienbildung die Aussenseite der Kelche nicht sichtbar, die Unterseite ist durch Anwachsung verändert, häufig umkleidet eine dicke Oberhaut oder Epithek die Oberfläche der Zellen und verdeckt die Streifung. Bei sehr vielen geht die Neubildung der Septa nur in früher Jugend vor sich, und ist der zweiseitige Bau nur in diesem Stadium deutlich, während beim weiteren Wachsthum die Septa sich strahlig um den Mittelpunkt ordnen, so dass das Kunth'sche Wachsthumsgesetz nur an den untersten Theilen der Zellen nachgewiesen werden kann. All' diese Umstände haben die Aufgabe ausserordentlich erschwert, den Nachweis für die Verbreitung dieses Gesetzes zu führen, und es war ein hoher Grad von Mühe und Combinationsgabe hiezu erforderlich. Trotzdem ist es gelungen, bei der weit überwiegenden Mehrzahl aller Gattungen der Tetrakorallier dieselbe Anordnung nachzuweisen; ein abweichender Bau wurde in keinem Falle beobachtet, und wo der Nachweis bisher noch nicht gelungen ist, kann man dies ausschliesslich der mechanischen Schwierigkeit der Beobachtung oder der grossen Seltenheit gut erhaltener Exemplare zuschreiben. Wir sind daher zu dem Ausspruche

berechtigt, dass die zweiseitige Anordnung nach dem Kunth'schen Gesetze allgemeine Regel bei den Tetrakoralliern ist, während bei anderen Korallen nichts Aehnliches vorkommt. In Folge dessen bilden die Tetrakorallier eine ausgezeichnet scharf charakterisirte Abtheilung der Korallen, und wenn es eine Anzahl von Formen gibt, bei welchen man zweifelhaft sein kann, ob sie hierher gehören oder nicht, so beruht diese Ungewissheit in allen bisher bekannten Fällen nur darauf, dass das Material die Beobachtung der Einschiebung der neuen Septa nicht gestattet, oder noch Niemand sich die Mühe genommen hat, darnach zu suchen. Wirkliche Uebergänge zu irgend einer andern Abtheilung der Korallen sind bis jetzt nicht sicher nachgewiesen. Um so schwerer ist es zu verstehen, dass es noch immer Specialisten auf dem Gebiete der Korallenforschung gibt, welche die *Tetracorallia* als eine ungenügend charakterisirte oder schlecht begrenzte Abtheilung betrachten oder gar das Vorhandensein irgend eines wesentlichen Unterschiedes gegen die Hexakorallier leugnen. Man kann nur annehmen, dass diese Autoren das Kunth'sche Wachsthumsgesetz nicht kennen oder es nicht verstehen; wir werden auf diesen Gegenstand später eingehend zurückkommen.

Bei der Ansicht von oben lässt allerdings der Tetrakorallierkelch nur in manchen Fällen die gefiederte Anordnung der Septa erkennen, wie es die beistehende Zeichnung angibt; bei einzelnen Formen sind die vier Hauptsepten oder eines derselben durch abweichende Beschaffenheit und Grösse kenntlich gemacht. Bei *Stauria,* der sogenannten Kreuzkoralle, treten alle vier primären Septa stark hervor und sind grösser als alle anderen; bei *Hallia* ist das Hauptseptum allein durch Stärke ausgezeichnet. Viel öfter kommt es vor, dass ein oder das andere, namentlich das Hauptseptum an Grösse zurückbleibt, und dass an seiner Stelle eine oft ziemlich grosse Furche oder Grube, die sogenannte Septalgrube, liegt (z. B. *Zaphrentis, Menophyllum* u. s. w., Fig. 48). Einen eigenthümlichen Fall der Entwicklung der Septa stellt die im oberen Silur vorkommende Gattung *Palaeocyclus* (Fig. 49) dar; hier ist die Zellwand fast vollständig flach in einer Ebene ausgebreitet, und über derselben erheben sich die sehr kräftigen, an ihrem oberen Rande gekörnten Septa, welche meist vollständig strahlig angeordnet sind,[1]) und zwar in der Weise, dass immer abwechselnd ein grösseres und ein kleineres Septum aufeinanderfolgen; nur an einer Stelle



Fig. 48. Kelch von *Menophyllum* aus belgischem Kohlenkalk; Ansicht von oben mit deutlicher Symmetrie der Septa. *h* Hauptseptum, *g* Gegenseptum, *s* Seitenseptum. Nach Zittel.

[1]) Sehr selten scheinen Exemplare vorzukommen, bei welchen auch auf der Oberseite die Symmetrie deutlicher hervortritt. Vergl. Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, VI. Korallen, Taf. 156, Fig. 85.

ist eine Unregelmässigkeit vorhanden, indem hier drei kleine Septa nebeneinander stehen. Entfernt man nun durch vorsichtiges Aetzen oder Feilen von der Mitte der Unterseite die derbe kalkige Oberhaut oder Epithek, so findet man genau in derselben Weise wie bei anderen Tetrakoralliern in früher Jugend die zweiseitige Ausbildung nach dem Kunth'schen Wachsthumsgesetze, und das mittlere von den drei nebeneinander stehenden kurzen Septen des ausgewachsenen *Palaeocyclus* entspricht dem Hauptseptum.

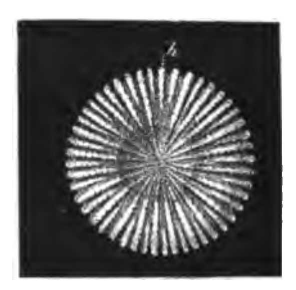


Fig. 49. Kelch von *Palaeocyclus* aus dem oberen Silur von Gotland, von oben gesehen, nach Kunth. *h* Hauptseptum.

Abgesehen von diesen und einzelnen ähnlichen Vorkommnissen, bei welchen auch bei erwachsenen Zellen noch Spuren des zweiseitigen Baues sichtbar sind, und welche immerhin bedeutend in der Minderzahl sind, bildet bei vollständig ausgebildeten Tetrakoralliern strahlige Anordnung der Septa die Regel, wobei entweder alle Sternlamellen gleich stark sind oder grössere und kleinere regelmässig miteinander abwechseln und die Primärsepta in keiner Weise ausgezeichnet sind. Wollte man solche Formen nach den bei anderen Korallen geltenden Regeln beurtheilen, so würde man schliessen, dass die kleineren Septa jünger, in einem späteren Stadium gebildet sind als die grösseren, man würde überhaupt die ganze Bildungsgeschichte und den Bau vollständig verkennen; in der Anlage ist auch hier zweiseitige Symmetrie vorhanden, und nur in Folge späterer Wachsthumsvorgänge stellt sich ein pseudoradiärer Bau ein.

Es ist das ein sehr eigenthümliches Verhältniss; alle Tetrakorallier sind in der Jugend zweiseitig symmetrisch, bei einigen wenigen erhält sich dies bis ins Alter, bei der Mehrzahl aber tritt im Alter diese Symmetrie in den Hintergrund, und an ihrer Stelle erscheint rein strahlige Anordnung oder eine Gruppirung, die nur mehr schwache Spuren des ursprünglichen bilateralen Baues zeigt. Greifen wir für einen Augenblick über das Gebiet der Tetrakorallier hinaus und wenden uns den geologisch jüngeren Hexakoralliern zu, so finden wir bei diesen rein strahligen Bau der Skelettheile, und zwar nach der Sechszahl von allem Anfange an; nur in der allerfrühesten Jugend noch vor der frühesten Anlage der ersten Skeletelemente machen sich auch hier in der Entwicklung der ersten Mesenterialfalten Spuren von zweiseitigem Baue deutlich geltend; wir werden auf diese wichtige Thatsache noch bei einer späteren Gelegenheit zurückkommen. Jedenfalls sehen wir sowohl in der Gesammtentwicklung der mit deutlichen Septen versehenen Korallen, wie in der individuellen Entwicklung der Tetrakorallier eine Verdrängung des zweiseitigen Baues durch den strahligen, eine Entwicklung von dem ersteren zu dem letzteren; es wurde auf die theoretische Bedeutung dieser Thatsache gegenüber den Ansichten von der Exi-

stenz allgemeiner Vervollkommnungstendenzen in der Gesammtheit der Organismenwelt hingewiesen, und dieses Argument gewinnt nun ausserordentlich an Bedeutung, da wir sehen, dass der in der Gesammtentwicklung der Madreporarier herrschende Vorgang sich bei der Entwicklung des einzelnen Individuums wiederholt. Der Vorgang ist jedenfalls demjenigen genau entgegengesetzt, welcher vom Standpunkte des Vervollkommnungsgesetzes aus zu erwarten wäre.

Die Formenmenge der Tetrakorallier ist eine ausserordentlich grosse; wie schon früher erwähnt hat die cambrische Formation noch keine sicheren Reste geliefert, doch gibt Bornemann an, dass in den cambrischen Schichten Sardiniens eigenthümliche Körper vorkommen, welche er *Anthomorpha* benannte, und welche einerseits nahe Beziehungen zu dem oben als räthselhaftes Fossil erwähnten *Archaeocyathus,* andererseits zu Korallen (wohl zunächst zu Cyathophylliden) zeigen sollen;[1]) die letztere Aehnlichkeit tritt auch in manchen der von Bornemann abgebildeten Schliffe deutlich hervor. Typische Tetrakorallier erscheinen aber erst im unteren Silur, wo sie in Nordamerika in ziemlicher Anzahl vorkommen; ihre grösste Verbreitung erreichen sie im oberen Silur, die schwedische Insel Gotland, die russischen Ostseeprovinzen, Böhmen, England und Wales, Nordamerika sind die Hauptverbreitungsbezirke, in welchen sie in wunderbarer Menge und Mannigfaltigkeit auftreten. Schon etwas geringeren, wenn auch noch immer sehr bedeutenden Reichthum finden wir an den devonischen Localitäten der Eifel, Schlesiens, Englands und Amerikas, und auch in den marinen Ablagerungen der Kohlenformation erheben sie sich nicht zu derselben Höhe wie in Silur; im Kohlenkalke haben namentlich Belgien, Irland, einige Theile von Russland und Nordamerika die grösste Menge der Formen geliefert, zu denen sich noch, auffallend genug, einige hochnordische Localitäten in Spitzbergen, Novaja-Semlja und an einigen anderen Punkten gesellen. Die permischen Bildungen enthalten auffallend wenige Vertreter der Tetrakorallier: in den Ablagerungen vom Typus des deutschen Zechsteins sind Korallen überhaupt nur sehr spärlich vorhanden, aber auch in den hochmarinen Schichten desselben Alters, welche durch die mittleren und oberen Productenkalke der Salt-

[1]) Am Schlusse des Abschnittes über die Spongien wurde erwähnt, dass Bornemann in einer vorläufigen Mittheilung (Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1884, S. 702) die Archäocyathiden als eine selbstständige Cölenteratengruppe bezeichnet, welche sowohl Anklänge an die Spongien wie an die Korallen zeigt. In der Zwischenzeit ist das ausführlichere Werk über diesen Gegenstand erschienen (Bornemann, Versteinerungen des cambrischen Schichtensystems der Insel Sardinien. Nova Acta Academiae Leopoldo-Carolinae, 1887, Bd. XLIX), mit zahlreichen Tafeln, welche die Structur der Archäocyathiden erläutern. Eine genaue Besprechung des ausserordentlich reichen Materials an dieser Stelle ist nicht mehr möglich; jedenfalls wird man der Ansicht beipflichten können, dass die typischen Archäocyathiden ohneweiters weder den Korallen, noch den Schwämmen zugezählt werden dürfen. Manche Schliffe von *Anthomorpha* dagegen erinnern in der That sehr an Rugosen.

Range im oberen Pendjab in Indien am hervorragendsten vertreten sind, kommen Tetrakorallier nur sehr wenig vor, während verschiedene andere Korallenformen in reichlichster Menge vorhanden sind.

Es ist natürlich nicht möglich, hier ein eingehendes Bild von der ausserordentlichen Formenmenge der Tetrakorallier zu geben, umsoweniger, als wir noch ziemlich wenig über die Abstammungsverhältnisse einzelner Gruppen wissen; wohl hat Lindström[1]) für einzelne Korallen aus dem Obersilur von Gotland das Vorhandensein von Formenreihen nachgewiesen, aber über den Zusammenhang der Typen im Grossen wissen wir noch wenig Bestimmtes. Auch die Art und Weise der systematischen Eintheilung, wie sie bisher versucht worden ist, kann noch durchaus nicht als eine ganz naturgemässe bezeichnet werden. Die Eintheilung in einige grosse Familien, wie sie von Milne-Edwards und Haime gegeben wurde, kann nicht als den Verhältnissen entsprechend bezeichnet werden. Später hat Dybowski[2]) eine andere Eintheilung gegeben, welche sich in manchen Hauptgrundzügen dem bei der Classification der geologisch jüngeren Hexakorallier herrschenden Gedankengange anschliesst. Dybowski legt nämlich bei der Gruppirung den Hauptwerth auf das Vorhandensein oder Fehlen, resp. auf die Beschaffenheit der Gebilde, welche ausser den Septen im Innern der Zellen auftreten. Er unterscheidet nämlich in erster Linie Inexpleta, Formen ohne ausfüllende Endothecargebilde (Böden, blasiges Gewebe), und Expleta, bei welchen solche Gebilde vorhanden sind, und innerhalb der Expleta werden dann weitere Unterabtheilungen nach der Beschaffenheit der Ausfüllungsmassen getrennt. So gross aber gewiss die Bedeutung dieser Merkmale ist, so führt doch die ausschliessliche Berücksichtigung derselben wieder zur Einseitigkeit; wenn es sich also auch empfehlen wird, die beiden Hauptgruppen von Dybowski vorläufig beizubehalten, so müssen doch die Unterabtheilungen in anderer Weise gestaltet werden. Später hat Römer[3]) eine Gruppirung vorgeschlagen, welche jedenfalls in der Abgrenzung der einzelnen Familien unter allen bisherigen Versuchen den natürlichen Verhältnissen am besten entspricht. Frech[4]) hat dann noch einige Aenderungen an dieser Eintheilung vorgenommen, welche wohl als richtig anerkannt werden müssen, so dass jetzt eine Classification vorliegt, die vorläufig als befriedigend

---

[1]) Lindström, Om de palaeozoiske Formationernas operkelbäranda Koraller. Vergl. oben.

[2]) Dybowski, Monographie der *Zoantharia sclerodermata rugosa*. Vergl. oben.

[3]) *Lethaea palaeozoica*.

[4]) Korallen des Oberdevon a. a. O. - Cyathophylliden und Zaphrentiden a. a. O. — Wenn Frech bei der Unterscheidung von Zaphrentiden und Cyathophylliden das Hauptgewicht auf die Entwicklung der Endothek legt, so kann ich ihm darin nicht beistimmen, da dieses Merkmal, ebenso wie die Anordnung der Septa, nicht in allen Fällen zutrifft. Vergl. *Zaphrentis cylindrica* oder *Caninia gigantea* (Thomson and Nicholson, Annals and Magazine of natural history, 1875, vol. XVII, pag. 18. — Römer, *Lethaea palaeozoica*, pag. 362).

bezeichnet werden kann, bis es gelingt, die genetischen Beziehungen der einzelnen Gruppen näher zu verfolgen.[1])

Um uns von den Abstammungsverhältnissen der Tetrakorallier und von der muthmasslichen Beschaffenheit ihrer Grundformen eine Vorstellung zu machen, müssen wir in erster Linie die Anordnung der Septa ins Auge fassen. Nachdem bei allen hierher gehörigen Formen entschieden zweiseitige Anordnung der Septa vorhanden und entweder das ganze Leben hindurch deutlich ist, oder nur in der Jugend herrscht, später aber durch strahlige (pseudoradiäre) Gruppirung verdrängt wird, so muss man wohl die ersteren Formen als die ursprünglicheren betrachten. Ferner werden die typischen Vertreter der Tetrakorallier wohl entwickelte Septa und Querböden oder blasiges Gewebe im Innern der Zelle aufweisen müssen; diesen Anforderungen entspricht die Familie der Zaphrentiden unter den Expleten, und diese stellen wir daher an die Spitze der ganzen Ordnung. Hierher gehört die Gattung *Streptelasma,* welche wir schon als ein ausgezeichnetes Beispiel zweiseitig entwickelter Formen kennen gelernt haben, sowie *Menophyllum,* bei welchem der bilaterale Bau nicht weniger hervortritt (vergl. Fig. 50). Soll man sich überhaupt darüber schlüssig machen, welche unter den bekannten Tetrakollarier-Gattungen als die ursprünglichste, einer hypothetischen Stammform ähnlichste betrachtet werden solle, so könnte die

---

[1]) Unter Beibehaltung der Expleta und Inexpleta von Dybowski und bei Annahme der Römer'schen Familien mit den von Frech vorgeschlagenen Modificationen würde sich das System der Tetrakorallier etwa folgendermassen gestalten:

I. ***Expleta.*** Zellen mit Querböden oder blasigem Gewebe ausgestattet.

1. Zaphrentiden. Septa meist wohl entwickelt, auch im Alter noch deutlich bilateral angeordnet, mit Querböden, blasiges Gewebe fehlt oder ist wenig entwickelt, ohne Mittelsäulchen. *Zaphrentis, Amplexus, Coelophyllum, Streptelasma, Menophyllum, Lophophyllum, Hallia, Aulacophyllum* u. s. w.

2. Cyathophylliden. Septa wohl entwickelt, im Alter strahlig angeordnet, Böden und blasiges Gewebe vorhanden, ohne Mittelsäulchen. *Cyathophyllum, Campophyllum, Omphyma, Heliophyllum, Palaeocyclus, Stauria, Acervularia, Endophyllum, Aulophyllum, Chonophyllum, Phillipsastraea* u. s. w.

3. Axophylliden. Septa wohl entwickelt, mit Mittelsäulchen. *Lithostrotion, Lonsdaleia, Clisiophyllum, Axophyllum* u. s. w.

4. Cystiphylliden. Septa rudimentär, Zelle mit deutlich blasigem Gewebe erfüllt. *Cystiphyllum, Strombodes.*

5. Calceoliden. Septa rudimentär, sehr feinblasiges (sog. steiniges) Endothecargewebe, Zelle gedeckelt, kantig. *Rhizophyllum, Calceola, Goniophyllum.*

II. ***Inexpleta.*** Weder Querböden, noch blasiges Gewebe vorhanden.

6. Petraiaden. Anordnung der Septa bleibend bilateral, keine Mittelsäulchen. *Petraia, Hadrophyllum, Combophyllum, Baryphyllum, Dipterophyllum, Microcyclus.*

7. Polycöliden. Anordnung der Septa im Alter radiär, kein Mittelsäulchen. *Polycoelia.*

8. Cyathaxoniden. Ein Mittelsäulchen vorhanden. *Cyathaxonia.* (*Battersbyia, Heterophyllia* und *Calostylis* sind hier von den Tetrakoralliern ausgeschlossen. Vergl. unten.)

Wahl wohl nur auf *Streptelasma* fallen; es sind das einzellige, etwas gebogene, kreiselförmige Korallen mit sehr zahlreichen (80—130), stets deutlich fiederstelligen Septen, von denen die längeren sich gegen die Achse umbiegen; im Innern sind deutliche wagrechte Böden in geringen Abständen voneinander vorhanden; die Aussenseite ist deutlich gestreift. Mit der Annahme, dass hier eine verhältnissmässig wenig abgeänderte Form vorliege, stimmt auch das geologische Vorkommen überein, indem *Streptelasma* die einzige Gattung der ganzen Ordnung darstellt, welche schon im Untersilur ihre Hauptverbreitung erreicht, hier häufig und in mehreren Arten vorkommt, ja nach F. Römer vielleicht ganz auf diese Stufe beschränkt ist. Bei allen anderen Gattungen der Zaphrentiden ist entweder die ganze Bildung des Septalapparates schon verwickelter oder die Zweiseitigkeit weniger deutlich ausgebildet.



Fig. 50. *Streptelasma* aus dem Silur von Gotland mit fiederstelliger Streifung der Zellwand, nach Kunth. *h* Hauptseptum, *s* Seitenseptum.

Dieses gilt von zwei sehr wichtigen Gattungen, von *Zaphrentis* und *Amplexus*, welche ihre Hauptentwicklung im Kohlenkalke finden; beide sind zunächst dadurch ausgezeichnet, dass das Hauptseptum in der Entwicklung zurückgeblieben ist und vor demselben eine tiefe Einsenkung, eine »Septalgrube«, liegt; bei beiden sind Querböden sehr entwickelt und namentlich bei *Amplexus* vollkommener als bei irgend einer anderen Tetrakoralliergattung; bei *Zaphrentis* sind die Septa sehr stark, bei *Amplexus* nur wenig ausgebildet, und dieses Merkmal bildet den einzigen durchgreifenden Unterschied zwischen beiden Sippen. Allerdings weichen beide auch in ihrem ganzen Habitus voneinander ab, indem *Zaphrentis* mehr kurze, gebogene Zellen umfasst, während diejenigen von *Amplexus* sehr lang gestreckt sind, doch ist diese Regel keine ganz allgemeine. Das Aussehen der typischen *Amplexus*-Arten ist durch ihre sehr verlängerte Gestalt sehr eigenthümlich; die Zellen brechen sehr oft nach den Querböden auseinander, so dass man diese eigenthümlichen Reste anfangs für die Schalen von Cephalopoden mit den Böden als Kammerscheidewänden und der Septalgrube als Sipho halten konnte.

Die Gattungen *Caninia, Hallia* und *Cyathophylloides* führen uns zu einer zweiten Familie, zu den Cyathophylliden hinüber, welche alle anderen Abtheilungen der Tetrakorallier an Artenzahl bei Weitem übertrifft; sie unterscheidet sich von den Zaphrentiden durch den im Alter vollständig strahligen Bau der Septa und durch eine Combination von Böden und blasigem Gewebe im Innern der Zelle, in der Art, dass im Centrum Böden entwickelt sind, welche nach

den Rändern zu in Blasengewebe übergehen. *Caninia* und *Hallia* zeigen die Septalentwicklung der Zaphrentiden mit der Endothecarbildung der Cyathophylliden vereint, während bei *Cyathophylloides* das umgekehrte Verhältniss herrscht.

Unter den typischen Cyathophylliden tritt in erster Linie das namentlich im oberen Silur und im Devon überaus zahlreich vertretene Genus *Cyathophyllum* hervor, welches theils Einzelkorallen, theils zusammengesetzte Stöcke von äusserst mannigfaltiger Gestalt umfasst; die Merkmale der Familie sind hier in einfachster Weise normal entwickelt; bei *Omphyma* sind vier seichte Septalgruben, den vier Hauptsepten entsprechend, vorhanden, und an der unteren Hälfte der Zellen treten eigenthümliche wurzelartige Ausläufer auf, deren Bedeutung wohl noch einer weiteren Untersuchung bedarf. Von den zahlreichen anderen, meist durch nicht sehr augenfällige Kennzeichen charakterisirten Gattungen sei noch *Stauria,* die »Kreuzkoralle« erwähnt, deren vier Hauptsepta durch besondere Stärke hervorragen. Ferner die schon früher genannte Gattung *Palaeocyclus* mit ihrer ebenflächig ausgebreiteten Kelchwand (vergl. die Abbildung S. 261) und den am oberen Rande stark granulirten Septen. Diese an sich nicht sehr wichtigen Merkmale verleihen dieser Sippe ausgesprochene äussere Aehnlichkeit mit manchen in weit jüngeren Schichten auftretenden Formen aus der Familie der Fungiden, und wirklich wurde *Palaeocyclus* allgemein zu dieser gerechnet, bis Duncan fand, dass bei dieser Sippe statt der charakteristischen Synapticulä der Fungiden das blasige Gewebe der Tetrakollarier auftritt, und Kunth zeigte, dass auch die Anordnung der Septa in der Jugend eine rein zweiseitige ist.

Eine eigenthümliche Gruppe von Formen, welche vollständig auf den Kohlenkalk beschränkt zu sein scheint, bildet die Familie der Axophylliden, mit den geologisch sehr wichtigen Gattungen *Lithostrotion, Lonsdaleia, Clisiophyllum* u. s. w. In der Mehrzahl aller Eigenthümlichkeiten schliessen sich die Axophylliden enge an die Cyathophylliden an und unterscheiden sich von diesen nur durch das Vorhandensein eines deutlichen, bisweilen sehr massig entwickelten Mittelsäulchens; allein auch diese Eigenthümlichkeit tritt nicht ganz unvermittelt und neu hinzu, sondern es sind Bindeglieder vorhanden, welche auch hier einen Uebergang herstellen. Bei vielen Cyathophylliden (auch bei Zaphrentiden) sieht man, dass die Enden der Septa in der Mitte der Zelle eigenthümlich umeinander gewunden und gedreht sind, so dass bisweilen der Beginn einer falschen Columella vorhanden ist; unter den Axophylliden ist bei der Gattung *Clisiophyllum* diese Bildung wesentlich gesteigert, ohne dass man noch von einer eigentlichen Columella sprechen könnte, ja diese Sippe könnte mit demselben Rechte zu den Cyathophylliden gestellt werden. Aber auch bei den Formen, bei welchen das Mittelsäulchen sehr stark hervortritt, lässt sich sehr oft die Entstehung desselben aus gedrehten Lamellen noch deutlich verfolgen

(Lonsdaleia, Axophyllum) und in der klarsten Weise erkennen, und diese Formen führen uns dann zu jenen hinüber, bei welchen eine solche Drehung nicht nachgewiesen oder wenigstens bisher noch nicht beobachtet worden ist.

Durch ganz ausserordentliche Entwicklung blasiger Endothek und sehr schwache Andeutung oder vollständiges Fehlen der Septa ist die Gattung *Cystiphyllum,* der Vertreter der Cystiphylliden gekennzeichnet (Fig. 51), denen vermuthlich *Strombodes* noch anzuschliessen ist. Bei den Einzelzellen von *Cystiphyllum,* welche im Obersilur und Devon verbreitet vorkommt, ist die ganze Höhlung mit Bläschen erfüllt, und höchstens Andeutungen von Septen sind in Form von radialen Linien vorhanden, welche auf der Oberfläche der Endothek verlaufen. Auch diese Abtheilung steht mit den Cyathophylliden in enger Beziehung. Dybowski beschreibt aus dem oberen Silur der Insel Gothland eine Gattung *Microplasma,* welche im Allgemeinen mit *Cystiphyllum* übereinstimmt, aber etwas besser entwickelte, wenn auch immer noch verkümmerte Septa zeigt; weiter schliesst sich *Strephodes* M'Coy an, bei welchem die Septa wohl entwickelt sind und in dieser Beziehung Uebereinstimmung mit Cyathophyllum herrscht, aber die Endothek zeigt noch Unterschiede, Böden fehlen vollständig und es ist nur Blasengewebe wie bei *Cysthophyllum* vorhanden.



Fig. 51. *Cystiphyllum* aus dem rheinischen Devon. Vollständige Zelle und Längsschnitt einer solchen, nach Goldfuss.

Die letzte Abtheilung der »Expleta« bilden die merkwürdigen Calceoliden *(Operculata)*,[1]) welche neuerdings von Lindström in zwei Unterabtheilungen, in die Calceoliden und die Aräopomatiden getrennt werden. Ein sehr seltsames Merkmal, das allerdings nicht auf diese Gruppe beschränkt ist, bildet das Vorkommen eines ein- oder mehrklappigen Deckels, dessen Beschaffenheit namentlich durch die schönen Arbeiten von Lindström näher bekannt geworden ist; ausserdem ist noch die regelmässig kantige Gestalt der Zellen, das Zurücktreten der Septa und wenigstens bei den extremeren Vertretern die Beschaffenheit der sehr feinblasigen und daher dem freien Auge compact steinig erscheinenden Endothek charakteristisch.

[1]) Unter den Arbeiten von Lindström vergl. vor allen: Om de palaeozoiska Formationernas operkelbäranda Koraller (vergl. oben). — Ferner: Kunth, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1869, Bd. XXI, S. 647.

Der Deckel besteht bei den meisten Formen aus einem einzigen Stücke, welches genau die Mündung der Zelle verschliesst und an einer Seite mit dieser in Scharnirverbindung steht; an dieser Seite zeigt der Zellrand etwas vorspringende Zähne, welche den Endigungen der Septen entsprechen, und in die Zwischenräume greifen entsprechende Zähne am Rande des Deckels ein; bei *Goniophyllum* (Fig. 52) sind vier Klappen vorhanden, welche von den vier Seiten der quadratischen Kelchöffnung bis über die Mitte hereinreichen und hier schuppenförmig nebeneinander liegen.

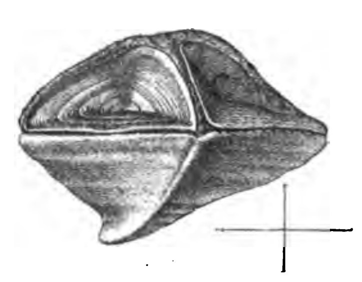


Fig. 52. *Goniophyllum* mit Deckeln aus dem Obersilur von Gotland, nach Lindström.

Derartige Deckel sind nicht auf dieGruppe der Calceoliden beschränkt, sondern sie finden sich nach Lindström auch bei manchen anderen Tetrakoralliern, nämlich bei *Fletcheria* und bei einzelnen Cystiphyllen und Cyathophyllen; ja eine wenigstens einigermassen ähnliche Bildung findet sich sogar in der Jetztwelt bei den lebenden Gorgoniden *Primnoa* und *Paramuricera* (a. a. O., S. 87, Taf. VIII, Fig. 7—14). Der Umstand, dass solche Deckel gelegentlich auch bei anderen Formen auftreten, zeigt uns, dass wir es in den Calceoliden mit keiner ganz allein stehenden Gruppe zu thun haben, und gibt uns einen Fingerzeig, wo wir nach Anknüpfungspunkten zu suchen haben. Wir müssen dabei vor Allem die Calceolidengattung *Rhizophyllum* ins Auge fassen, bei welcher die Eigenthümlichkeiten der Familie am wenigsten ausgeprägt erscheinen, und bei welcher schon die äussere Gestalt am meisten an diejenige anderer Korallen erinnert. Bei dieser Gattung ist auch das Gefüge der Endothek nicht so compact als bei ihren Verwandten, und der Aufbau derselben erinnert, wie Lindström hervorhebt, lebhaft an die oben genannte Cyathophyllidengattung *Omphyma;* auch die wurzelförmigen Ausläufer von *Omphyma* zeigen Aehnlichkeit mit den früher geschilderten Stolonen von *Rhizophyllum,* vielleicht stimmen sie sogar mit diesen ganz überein, und so werden wir dahin geführt, die Calceoliden als eine morphologisch sich den Cyathophylliden anschliessende und vermuthlich von diesen abstammende Gruppe zu betrachten.

Allerdings sind wir nicht im Stande, eine solche Abstammung vollständig nachzuweisen oder auch nur die Calceoliden auf eine gemeinsame Grundform zurückzuführen. Lindström hat über die genetischen Beziehungen der einzelnen Formen sehr wichtige Untersuchungen angestellt[1]) und eine Anzahl abändernder Formenreihen nachgewiesen, von denen eine die Arten der Gattung *Goniophyllum,* eine zweite die Gattungen *Rhizophyllum* und *Calceola,* eine

[1]) A. a. O., S. 91.

dritte *Araeopoma* und *Rhipidophyllum* umfasst; wie sich aber diese Reihen zueinander verhalten, ist nicht vollständig klar.

Die Gattung *Goniophyllum,* welche namentlich im Obersilur von Gothland und ausserdem auch von England auftritt, ist durch den quadratischen Querschnitt und den höchst sonderbaren, aus vier Klappen zusammengesetzten Deckel ausgezeichnet; der Grund der Zelle ist mit sehr engmaschigem, dichtem Endothekargewebe erfüllt. *Rhizophyllum* hat etwas unregelmässige, halbkegelförmige Gestalt, aus einem einzigen Stücke bestehenden Deckel, rudimentäre Septa und weitmaschiges Endothekargewebe; die auffallende Knospenbildung an den Wurzelausläufern und an der Innenseite des Deckels wurde schon erwähnt. Die Gattung ist namentlich im oberen Silur der Insel Gothland und von Nordamerika (Tennessee) verbreitet, eine Art findet sich auch im unteren Devon von Nehou in Frankreich.

Mit *Rhizophyllum* ist die Gattung *Calceola* nahe verwandt; sie unterscheidet sich aber durch ihre auffallend regelmässige Gestalt, durch das Fehlen der Stolonen und das ausserordentlich dichte Endothekargewebe. *Calceola* ist



1



2

Fig. 53. *Calceola sandalina* aus dem Mitteldevon der Eifel, nach Kunth. 1. Von der Schlossseite, 2. von unten. *h* Hauptseptum, *g* Gegenseptum, *s* Seitenseptum.

zwar bisher nur in einer einzigen Art bekannt (*Calceola sandalina,* Fig. 53), allein diese Form, die »Pantoffelmuschel«, gehört zu den wichtigsten Leitfossilien des mittleren Devon (»*Calceola*-Schichten«) und zu denjenigen Versteinerungen, welche schon seit sehr langer Zeit bekannt sind und die Aufmerksamkeit von Paläontologen und Sammlern von jeher in sehr hohem Grade beschäftigt haben, so dass Lindström etwa siebzig verschiedene Werke aufzählen konnte, in welchen dieses Fossil beschrieben und meist auch abgebildet ist. Die äussere Gestalt lässt wenig Aehnlichkeit mit anderen Korallen hervortreten, und da überdies die Rhizophyllen, welche Bindeglieder zu diesen bilden, erst weit später bekannt wurden und das Vorhandensein eines Deckels eine für Korallen ganz unerhörte Erscheinung darstellte, so war man lange Zeit über die Bedeutung der Pantoffelmuschel im Unklaren; nach verschiedenen Irrfahrten fand sie für

längere Zeit eine Stelle unter den Brachiopoden, und es lässt sich in der That nicht leugnen, dass die ganze Gestalt manchen Angehörigen dieser Classe ähnelt, namentlich der Gattung *Cyrtia,* und besonders die abgeplattete Seite der Zelle von *Calceola* erinnert an das Schlossfeld der Brachiopoden. Endlich zeigte aber Lindström, dass auch andere Korallen Deckel führen, und dass bei genauem Vergleiche *Calceola* nur bei diesen untergebracht werden könne; später fand Kunth auch, dass die Streifen, welche bei vorsichtigem Aetzen auf der Oberfläche von *Calceola* erscheinen, genau nach dem Typus der Septalstreifen der Tetrakorallien verlaufen. In der Mitte der Convexseite erscheint eine Mittellinie, von welcher fiederstellig den Seitenkanten parallele Streifen ausgehen; auf der abgeplatteten Seite dagegen gehen die Streifen von den Kanten aus und gehen senkrecht nach oben. Die Mittellinie des Convextheiles entspricht also dem Hauptseptum, die Mittellinie der Flachseite dem Gegenseptum, die Kanten den Seitensepten.

Werfen wir einen Blick auf die Gesammtheit der mit Endothekargebilden versehenen Tetrakorallien zurück, so finden wir, dass die Cyathophylliden den Mittelpunkt bilden, um den sich alle anderen Familien, die Zaphrentiden, Axophylliden, Cystiphylliden und Calceoliden gruppiren; während aber die drei letztgenannten Gruppen ganz sicher stärker differencirte, abgeleitete Typen darstellen, macht es die deutlich zweiseitige Entwicklung wahrscheinlich, dass die Zaphrentiden eine andere Stellung einnehmen und eine ursprünglichere Bildung zeigen. Besonders *Streptelasma* ist eine Form, welche man als die vermuthlich primitivste unter den bisher bekannten Tetrakoralliern bezeichnen kann, eine Auffassung, welche mit dem geologischen Vorkommen dieser Gattung vollständig übereinstimmt.

Allerdings sind unsere Kenntnisse in dieser Beziehung noch ziemlich gering, und die Entwerfung eines Stammbaumes würde in den Einzelheiten auf grosse Schwierigkeiten stossen; allein wir treffen doch auch hier wieder die bemerkenswerthe Erscheinung, dass die morphologischen Verhältnisse eine einfach lineare, nicht eine netzförmige Verknüpfung der Verwandtschaften zeigen, mit anderen Worten, es sind Beziehungen vorhanden, welche mit den Anforderungen der Abstammungslehre in gutem Einklange stehen, und die geologische Aufeinanderfolge stimmt mit der angenommenen Entwicklung in den gröbsten Hauptzügen überein. Ohne Zweifel wird es eingehender Untersuchung an grossem Material schon jetzt gelingen, die genetischen Verhältnisse noch vielfach in Einzelheiten zu verfolgen, wie das von Lindström bei den Calceoliden, von Frech bei den Cyathophyllen geschehen ist.

Neben der grossen Abtheilung der Expleten, bei welchen Querböden und blasiges Gewebe vorhanden sind, bilden die Inexpleten, welchen solche Endothekargebilde fehlen, nur eine ziemlich bescheidene Nebenreihe, deren Bedeutung und Verhältniss zu den Expleten noch nicht mit Sicherheit beurtheilt

werden kann. Ohne Zweifel ist die Aufstellung beider Gruppen durch Dybowski dem bis dahin allgemein herrschenden Systeme gegenüber als ein entschiedener Fortschritt zu bezeichnen, und es lässt sich zur Unterstützung dieser Eintheilung als nicht zu unwesentliches Argument die Analogie mit den Hexakoralliern anführen, bei welchen die Hauptabtheilungen der Systematik wesentlich auf die Beschaffenheit der Endothekargebilde gegründet sind. Auf der andern Seite fällt aber der merkwürdige Parallelismus zwischen Expleten und Inexpleten auf, indem die einzelnen Unterabtheilungen der letzteren solchen der ersteren genau entsprechen, die inexpleten Cyathaxoniden den expleten Axophylliden, die Petraiaden den Zaphrentiden und allenfalls *Polycoelia* den Cyathophylliden. Da man nun überdies weiss, dass bei einzelnen normal expleten Formen als individuelle Abweichung eine starke Rückbildung der Endothek eintritt und diese sogar ganz verschwinden kann,[1] so entsteht die Frage, ob es nicht naturgemässer wäre, die Abtheilungen der Expleten und Inexpleten aufzulösen und die analogen Glieder derselben miteinander zu vereinigen. Die Entscheidung dieser Frage muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, für den Augenblick schiene mir ein solcher Schritt noch nicht angezeigt.

Im Allgemeinen sind die Inexpleten von geringer Bedeutung; *Petraia, Hadrophyllum, Baryphyllum, Microcyclus* und Verwandte zeigen die deutlich bilaterale Anordnung der Zaphrentiden, wobei *Petraia* durch rudimentäre Entwicklung der Septa ausgezeichnet ist. *Cyathaxonia* und Verwandte haben kräftiges Mittelsäulchen; *Polycoelia* endlich, der einzige Tetrakorallier der europäischen Permbildungen, ist durch zwar vierzählige, aber wenigstens im Alter strahlige Anordnung der Septa gekennzeichnet, ohne dass ein zweiseitiges Jugendstadium nachgewiesen wäre.

Hexakorallier.

Wenn wir die paläozoischen Ablagerungen verlassen und uns den jüngeren Bildungen zuwenden, so sind die Tetrakorallier verschwunden und an ihrer Stelle erscheinen andere Formen, die Hexakorallier, welche mit jenen zwar in ihrem ganzen Habitus sehr viele Aehnlichkeit zeigen, aber sich durchgreifend dadurch unterscheiden, dass die Anordnung der Septa nicht bilateral, sondern sechsstrahlig ist. Trotz dieses sehr wichtigen Unterschiedes haben aber doch beide Abtheilungen so viel Gemeinsames, namentlich in der Gesammterscheinung, dass man Tetrakorallier und Hexakorallier in der Regel unter dem Namen der Madreporarier in eine Gruppe zusammenstellt. Der Unterschied zwischen

---

[1] Bei *Cyathophyllum ceratites* und *Hallia callosa*. Vergl. Frech, Cyathophylliden und Zaphrentiden des Mitteldevon. A. a. O., S. 85.

den beiden Unterabtheilungen beruht übrigens nicht nur auf der Zahl und Anordnung der Septa, auch in anderer Richtung sind mancherlei trennende Unterschiede vorhanden. Von Endothekargebilden kommen die bei den Tetrakoralliern herrschenden Formen nicht vor, statt ihrer stellen sich sehr oft Traversen oder Synaptikeln ein. Ferner sind die Vorgänge der ungeschlechtlichen Vergrösserung der Colonien andere; Tabularknospung, Septalknospung und Stolonenbildung kommen nicht vor, dagegen sind Theilung, Theilknospung, Cönenchymknospung und Zwischenknospung sehr verbreitete Erscheinungen. Endlich gibt es unter den Hexakoralliern Formen mit echtem Cönenchym, das bei den Rugosen nicht vorkommt.

All' diese Abweichungen sind übrigens von weit geringerer Bedeutung als die oben angeführten Unterschiede in der Anordnung der Septa, welche den einzigen, nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse durchgreifenden Charakter abgeben. Ueber die Art und Weise, in welcher die Bildung der neuen Septa eintritt, haben Milne-Edwards und Haime eingehende Studien angestellt und die Ergebnisse dieser überaus mühevollen Untersuchungen in ihren sogenannten »Wachsthumsgesetzen« zusammengefasst. Wir können hier nicht in alle Einzelheiten dieser Verhältnisse eingehen und müssen uns darauf beschränken, die wichtigsten Punkte hervorzuheben. Milne-Edwards und Haime gingen bei ihren Forschungen nur von den Skeleten aus und machten zur Grundlage ihrer Auffassung die Annahme, dass die Grösse der Septa genau ihrem Alter entspreche, dass also die grössten zuerst, die kleinsten zuletzt und die zwischen beiden in der Mitte stehenden Abstufungen in der Zwischenzeit sich der Reihe nach gebildet haben. Danach hätten sich zuerst in der ganzen Zelle sechs strahlenförmig angeordnete Septa erster Ordnung gebildet; sind diese vollendet, so schieben sich in die Zwischenräume zwischen dieselben, in die sogenannten Interseptalkammern, sechs neue Septa zweiter Ordnung ein. Nun ist die Zelle in zwölf Interseptalfächer getheilt, und in diesen entstehen zwölf Septa dritter Ordnung. Auf diesem Wachsthumsstadium sind nun nicht mehr alle 24 vorhandenen Interseptalräume gleichartig und gleichwerthig, sondern 12 derselben sind auf der einen Seite von einem Septum erster, auf der andern von einem Septum dritter Ordnung eingeschlossen, während die 12 anderen je zwischen einem Septum zweiter und dritter Ordnung liegen. In diesen zweierlei Interseptalräumen entstehen nun die neuen Septa nicht gleichzeitig, sondern zuerst bilden sich 12 Septa vierter Ordnung in den

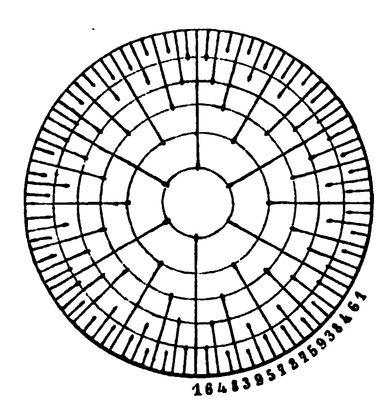


Fig. 54. Schematische Darstellung der Aufeinanderfolge der Septa bei den Hexakoralliern nach dem Milne-Edwards'schen Gesetze.

zwischen Septen erster und dritter gelegenen Fächern, und dann 12 Septa fünfter Ordnung in den Fächern zwischen Septen zweiter und dritter Ordnung. Die vierte und fünfte Ordnung bilden zusammen den vierten Cyklus. Dann folgt der fünfte Cyklus mit 48 Septen der sechsten, siebenten, achten und neunten Ordnung, welche in analoger Weise nacheinander auftreten, weiter der sechste Cyklus mit 96 Septen der zehnten bis siebzehnten Ordnung u. s. w.

Die vorstehende schematische Zeichnung (Fig. 54) ist bestimmt, diese Art der Neubildung von Septen zu erläutern und deren durchgreifende Verschiedenheit von den bei den Tetrakoralliern beobachteten Verhältnissen klarzulegen. Sie zeigt uns einen Kelch von oben, der äussere Kreis stellt den Umfang dar, die im Innern gelegenen Kreise sind nur zum Zwecke leichterer Orientirung über die Länge der Septa angebracht; die radialen Linien stellen die Septa vor, die bei jedem derselben angeschriebene Ziffer gibt die Ordnung an, welcher dasselbe angehört.

Diese Wachsthumsgesetze der Hexakorallier sind von Milne-Edwards und Haime folgendermassen formulirt worden:

»1) Die Einschaltung neuer Septa erfolgt gleichzeitig in allen Interseptalkammern, die von Septen gleicher Ordnung oder Ordnungen eingeschlossen sind.

2) Sie erfolgt zu verschiedenen, aufeinanderfolgenden Zeiten in allen Kammern, welche durch die Ordnungen ihrer Seitenwände voneinander abweichen.

3) Die Einschaltungen müssen in allen Kammern eines Cyklus vollendet sein, ehe sie im nächsten Cyklus beginnen können.

4) Kommen aufeinanderfolgende Ordnungen in einem Cyklus zu stehen, wie das vom vierten an immer der Fall ist, so geht jederzeit diejenige Ordnung den übrigen voran, welche in Kammern erfolgt, die unter ihren Seitenwänden das älteste oder die zwei ältesten Septen zählt.«

Diese Sätze haben aber durchaus keine allgemeine Giltigkeit; in erster Linie gelten sie nicht für alle Hexakorallier, sondern nur für die geologisch jüngeren Formen unter ihnen. Es ist eine sehr wichtige und bemerkenswerthe Thatsache, auf welche namentlich Duncan mit grossem Nachdruck hingewiesen hat, dass regelmässig sechsstrahliger Bau mit einer Scheidung der Septa in verschiedene Cyklen ungleicher Grösse unter den Korallen der Triasformation überhaupt noch gar nicht vorkommt, sondern dass hier die Septa unregelmässig strahlig angeordnet sind; auch im Lias herrscht noch dieser Typus vor, wenn auch sechsstrahlige Formen hier schon vorhanden sind, und erst in noch jüngeren Schichten sind diese entschieden in der Ueberzahl.[1])

Allein auch wenn wir davon vorläufig absehen und nur die jüngeren Hexakorallier ins Auge fassen, so müssen wir uns stets daran erinnern, dass in all'

[1]) Duncan, Monograph of the British Fossil Corals, Part IV, pag. 4. Palaeontographical Society, 1867.

den Sätzen von Milne-Edwards und Haime eine unbewiesene Annahme enthalten ist, dass nämlich das Alter der Septa genau ihrer Grösse entspreche; wir werden auf die Berechtigung dieser Vermuthung später zurückkommen, für den Augenblick sehen wir davon ganz ab und betrachten nur, inwieweit die Grössenverhältnisse der Septa wirklich diesen Angaben entsprechen. Wo eine geringe Zahl von Ordnungen vorhanden ist, lässt die Uebereinstimmung in der Regel nichts zu wünschen übrig, nur mit dem Vorbehalte, dass häufig ein Ausgleich zwischen den ältesten Ordnungen eintritt, dass also etwa die Septa erster und zweiter Ordnung gleich gross werden. Anders dagegen stellt sich das Verhältniss bei sehr verwickelt gebauten Formen mit sehr zahlreichen Septen; hier stellen sich überaus häufig Unregelmässigkeiten ein, so dass Exemplare, welche genau nach dem erwähnten Gesetze gebaut erscheinen, sehr viel seltener sind als solche, welche irgendwelche Abweichungen zeigen, aber immerhin sind diese letzteren so unregelmässig, sie zeigen in der Regel so wenig Anklang an irgendwelche Gesetzmässigkeit anderer Art, dass man immerhin noch annehmen kann, dass es sich nur um sehr häufige und bei der Complication des ganzen Septalapparates und der Wahrscheinlichkeit mechanischer Störungen durch äussere Einwirkung sehr leicht erklärbare Zufälligkeiten handle.

In der Zwischenzeit aber haben Untersuchungen anderer Art und unmittelbare Beobachtungen über die Einschaltung neuer Septa Einwürfe weit schwerwiegenderer Art geliefert.[1]) Zunächst zeigte Lacaze-Duthiers, dass die erste Anlage der Septa bei der ganz jungen Koralle erst erfolgt, wenn schon 12 Mesenterialfalten vorhanden sind, und zwischen diesen in allen 12 Taschen gleichzeitig stattfindet; demnach ist ein Altersunterschied zwischen 6 Septen erster und 6 Septen zweiter Ordnung nicht vorhanden, die beiden ersten Ordnungen von Milne-Edwards bilden also in Wirklichkeit nur eine einzige. Von anderem Gesichtspunkte wies Semper auf sehr namhafte Unregelmässigkeiten in der Ausbildung von Arten der Gattungen *Flabellum* und *Blastotrochus* hin, so bedeutend, dass er geneigt war, die Existenz eines allgemeinen Gesetzes für die Septalbildung bei den Hexakoralliern überhaupt in Abrede zu stellen und anzunehmen, dass jede Art ihr eigenes Entwicklungsgesetz habe. Dem kann allerdings entgegengehalten werden, dass die von ihm untersuchten Gattungen ab-

[1]) Lacaze-Duthiers, Développement des coralliaires. Archives de Zoologie expérimentale, 1872, vol. I; 1873, vol. II; 1874, vol. III. — C. Semper, Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen und über das Milne-Edwards'sche Wachsthumsgesetz der Polypen. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 1872, Bd. XXII, Heft 2. — G. v. Koch, Ueber die Entwicklung des Kalkskeletes von *Astroides calycularis* und dessen morphologische Bedeutung. Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, 1882, Bd. III, Heft 3. — G. v. Koch, Mittheilungen über das Kalkskelet der Madreporarier. Morphologisches Jahrbuch, 1883, Bd. VIII, S. 85. — E. v. Marenzeller, Ueber das Wachsthum der Gattung *Flabellum*. Zoolog. Jahrbücher, Abtheilung für Systematik u. s. w., 1887, Bd. III, S. 25.

norm nach einer Richtung in die Länge gezogene Zellen besitzen, welche erst im Alter diese unregelmässige Gestalt und damit für einen Theil der Arten die unregelmässige Septalbildung erwerben, während die jungen, noch nicht in die Länge gezogenen Individuen durchgängig normalen Bau der Scheidewände zeigen. Demnach konnte man die Abweichungen als rein secundäre Erscheinungen betrachten, aber immerhin bleibt deren Auftreten sehr bemerkenswerth. Von noch grösserer Bedeutung sind die Beobachtungen von G. v. Koch, welche darauf hinweisen, dass in den höheren Cyklen, in welchen nach Milne-Edwards mehrere Ordnungen von Septen nacheinander auftreten sollten, eine solche Gliederung in Wirklichkeit nicht vorhanden ist, sondern alle Septa eines Cyklus gleichzeitig auftreten, ein Unterschied zwischen Cyklus und Ordnung also überhaupt nicht existirt. Allerdings gründet sich diese Annahme vorläufig noch auf eine verhältnissmässig geringe Anzahl der sehr schwierigen Beobachtungen und bedarf daher in dieser Richtung immerhin noch der Ergänzung, sie stellt aber jedenfalls für heute die wahrscheinlichste Deutung des Wachsthums der Hexakorallier dar.

Beziehungen der Hexakorallier zu den Tetrakoralliern.

Die Abweichungen, welche hiedurch von dem Milne-Edward'schen Gesetze gegeben sind, können grosse Bedeutung beanspruchen, sie lassen aber das wesentlichste Verhältniss unberührt, auch nach ihnen ist der Bau der *Hexacorallia* strahlig und sechszählig, und alle Beobachtungen an den Harttheilen bestätigen diese Regel; anders verhält es sich allerdings nach Lacaze-Duthiers mit der frühen Entwicklung der Weichtheile vor der ersten Anlage des Skeletes.[1]) Die junge freischwimmende Wimperlarve mit ungetheiltem Leibesraum beginnt ihre Differencirung damit, dass sich zwei Mesenterialfalten einander gegenüber bilden, und zwar in der Art, dass sie die Bauchhöhle in zwei ungleich grosse Theile scheiden; in der grösseren dieser beiden Taschen bildet sich nun ein zweites Paar von Mesenterialfalten. In dieser Weise entwickeln sich in bilateraler Anordnung die ersten 12 Mesenterialfalten und erst dann tritt durch einen nachträglichen Ausgleichungsprocess der strahlige Bau ein und nun bilden sich die ersten Skeletelemente, zuerst die verkalkte Basalscheibe und von dieser nach aufwärts bauend die 12 ersten Septa.

Diese Anfangsentwicklung der Mesenterialfalten hat mit den Tetrakoralliern die Zweiseitigkeit gemein, und es wird dadurch die Frage nahegerückt, ob die Hexakorallier von den Tetrakoralliern abstammen; von vielen Seiten wird diese Frage in entschiedener Weise bejaht, das Stattfinden eines derartigen Verhältnisses geradezu als selbstverständlich betrachtet, ja in neuerer

[1]) Lacaze-Duthiers, Développement des Coralliaires, a. a. O.

Zeit sind mehrere wichtige Gruppen der Tetrakorallier (Cyathophylliden, Cystophylliden, Stauriden) geradezu bei der Hexakorallierfamilie der Astraeiden untergebracht worden.[1]) So plausibel aber jene Ansicht auch scheinen mag, und so wahrscheinlich sie auch ist, so ist doch noch kein strenger Beweis dafür vorhanden.

Zunächst ist zu erwähnen, dass sowohl aus paläozoischer Zeit einige Formen von Hexakoralliern, als aus späterer Zeit einige Tetrakorallier erwähnt werden; von ersteren sind zunächst die beiden Gattungen *Heterophyllia* und *Battersbyia* zu nennen, welche aus dem Devon und Carbon stammen und von Duncan als eine Unterabtheilung der Palaeastraeinen zu den Astraeiden gestellt wurden;[2]) jedenfalls handelt es sich hier um zwei der sonderbarsten und merkwürdigsten Gattungen, welche unter den Korallen überhaupt vorkommen. Bei der devonischen *Battersbyia* treten Zellen auf mit ganz unregelmässig angeordneten zahlreichen Septen und blasiger Endothek; es kann daraus absolut nicht auf die Zugehörigkeit zu den Astraeiden geschlossen werden, die blasige Endothek und der Umstand, dass längere und kürzere Septa alterniren, sprechen weit eher für Tetrakorallier; ein entscheidender Beweis ist aber weder nach der einen noch nach der anderen Seite vorhanden. Das ganz abweichende Verhalten, welches die Gattung besonders merkwürdig macht, liegt in den Vorgängen der ungeschlechtlichen Vermehrung, welche bei *Batt. gemmans* (Fig. 55) beobachtet wurden und bei den anderen Arten vermuthlich in ähnlicher Weise hervortreten. Die normalen, mit vielen Septen ausgestatteten Zellen treiben an ihren Rändern zahlreiche Knospen, von welchen ein Theil genau mit der Mutterzelle übereinstimmt, dieselbe Zahl von Septen ansetzt und in derselben Weise Knospen entwickelt; ein anderer Theil der Zellen ist viel kleiner, diese entwickeln nur fünf oder sechs Septa, und in diesen Zellen bilden sich nun durch Septalknospung fünf neue Zellen mit zahlreichen Septen, welche sich wie die zuerst geschilderten entwickeln und vermuthlich wie diese durch Knospung aus den Rändern wieder zweierlei Zellen entwickeln. Die Septalknospung in den kleinen Kelchen zeigt grosse Aehnlichkeit mit den Vorgängen, wie wir sie bei *Stauria* kennen gelernt haben; die Wandungen der neuen Tochter-



Fig. 55. Stück einer Colonie von *Battersbyia gemmans* aus englischem Devon, nach Duncan. Oben, rechts und unten grosse Zellen mit vielen unregelmässigen Septen. Von denselben umgeben sechs kleine, mit wenigen Septen ausgestattete, zur Knospung grosser Kelche bestimmte Zellen. Bei einer siebenten, etwas grösseren Zelle hat dieser Vorgang schon platzgegriffen.

[1]) Quelch, Report on the Reef Corals collected by H. M. S. Challenger. Challenger reports, Zoology, vol. XVI, 1886.

[2]) Duncan, On the Genera *Heterophyllia, Battersbyia, Palaeocyclus* and *Asterosmilia* . . . Philos. Transact. Roy. Soc., 1867, vol. CLVII, pag. 643. — Kunth, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1869, S. 213. — Römer, *Lethaea palaeozoica*, 1883, pag. 413.

zellen entstehen zur einen Hälfte aus einem Stück der Wandung, zur andern aus Septen der Mutterzelle; in der That hat Frech in einem Falle auch die Entwicklung von vier Knospen aus einem Kelche von *Battersbyia*[1]) beobachtet.

Diese Erscheinungen, welche wir durch die schönen Beobachtungen von Duncan kennen gelernt haben, dürfen wohl als Generationswechsel bezeichnet werden oder stehen diesem wenigstens näher als irgend ein anderer Vorgang, den wir von Madreporariern kennen; allerdings wissen wir nichts über die geschlechtliche Fortpflanzung von *Battersbyia* und werden auch nie etwas Bestimmtes darüber erfahren, jedenfalls aber wird man es als wahrscheinlich bezeichnen dürfen, dass nur die grossen Zellen mit zahlreichen Septen eine Geschlechtsgeneration beherbergten. Irgend ein entscheidender Grund aber, die Gattung zu den Hexakoralliern zu stellen, scheint nicht vorhanden.

Finden wir in den Colonien von *Battersbyia* den auffallendsten Dimorphismus, so lässt sich bei den meist einzelligen Formen von *Heterophyllia* nichts Aehnliches beobachten: wohl aber treten einerseits Formen mit nur sechs, andererseits solche mit zahlreicheren unregelmässig gestellten, gebündelten Septen auf; die Auffassung scheint nahe zu liegen, dass diese zweierlei Formengruppen vielleicht zu einander in ähnlichem Verhältnisse stehen wie die zweierlei Zelltypen in den Colonien von *Battersbyia,* ein Gedanke, mit welchem sich schon Duncan beschäftigt zu haben scheint.[2]) Auf der anderen Seite hat es Kunth in einem einzelnen Falle wahrscheinlich gemacht, dass eine Form mit sechs Septen sich einfach durch normales Wachsthum zu einer solchen mit vielen unregelmässigen Septen entwickelt; aber Duncan weist auch darauf hin, dass schon ganz junge Knospen von *Het. Sedgwicki* eine grössere Zahl von Septen haben. Unter diesen Verhältnissen scheinen die Beziehungen der verschiedenen Heterophyllienformen zu einander noch nicht hinreichend geklärt, vorläufig

[1]) Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, Bd. XXXVIII, S. 943. — Bei dieser Auffassung bleibt übrigens noch ein wichtiges Bedenken; die Septa in den grossen Kelchen von *Battersbyia* sind auffallend dünn im Vergleiche zu der Zellwandung, während die wenigen Septa der kleinen Kelche auffallend dick sind. Es muss daher als zweifelhaft erscheinen, ob wir es wirklich in dem letzteren Falle mit echter Septalbildung zu thun haben, oder ob hier nicht ein Fall etwas verwickelter Theilung vorliegt. In diesem Falle liessen sich die kleinen Zellen von *Battersbyia* mit jenen von *Tetradium* (s. unten) vergleichen. Jedenfalls lässt sich diese Frage nicht nach den vorhandenen Abbildungen entscheiden, und wir bleiben daher einstweilen bei der bisherigen Auffassung.

[2]) Welches das Verhältniss der Heterophyllien mit wenigen Septen zu denjenigen mit vielen Septen sei, lässt sich nicht entscheiden; Duncan bildet eine Zelle von *Heterophyllia Sedgwicki* ab, die an ihrem oberen Ende fünf Knospen trägt und von den übrigen Exemplaren derselben Art durch geringere Zahl der äusserlich vorhandenen Rippen, also wohl auch der Septa abweicht. Das Verhältniss der Knospen ist an der Abbildung und wohl auch an dem Exemplare nicht sicher zu erkennen. Die Knospen enthalten nach Duncan zahlreiche Septa. Die Vermuthung liegt nahe, dass hier in ähnlicher Weise wie bei *Battersbyia* Generationswechsel stattfinde.

aber scheint es wenig wahrscheinlich, dass die kleinen Typen mit sechs Septen wirklich selbstständige Arten darstellen.

Bei den Exemplaren mit zahlreichen Septen ist die Anordnung eine unregelmässig bündelige, doch lassen sich wenigstens Spuren von zweiseitiger Symmetrie und Bildungen erkennen,[1]) die nur mit den Septalgruben der Tetrakorallier verglichen werden können; daneben glaubt allerdings Duncan auch Beziehungen zu der Entwicklung bei gewissen mesozoischen Astraeiden aus den Gattungen *Calamophyllia, Thecosmilia* u. s. w. erkennen zu können, bei welchen die Septa ebenfalls unregelmässig angeordnet sind und sich bündelförmig vereinigen; allein das ist ein Merkmal, das in sehr verschiedenen Familien der Korallen vorkömmt und dem jedenfalls kein sehr grosser Werth beigelegt werden darf. In dem Auftreten von sechs Septen bei den kleinen Heterophyllien könnte vielleicht ein Anklang an die Hexakorallier gefunden werden, vorausgesetzt, dass man es mit selbstständigen Arten, nicht mit abnorm gestalteten Ammenformen zu thun hat; allein selbst im ersteren Falle steht dieser Deutung eine Schwierigkeit entgegen, indem im Mittelpunkte der Zelle nur vier Septa zusammenstossen, von denen sich zwei einander gegenüberliegende in einiger Entfernung vom Centrum theilen; man kann also ebenso gut annehmen, dass man es mit den Gegenquadranten eines Tetrakoralliers zu thun habe, in welchen sich je ein Secundärseptum an die Seitensepta anschliesst. Von Endothekargebilden treten Lamellen auf, welche mit den Traversen der Astraeiden wenigstens ziemliche Aehnlichkeit haben.[2])

Fassen wir all' das zusammen, was wir über *Heterophyllia* und *Battersbyia* wissen, so finden wir, dass in den normalen, mit vielen Septen ausgestatteten Zellen der Tetrakoralliercharakter entschieden vorwiegt, ja dass man *Heterophyllia* von diesem Standpunkte aus mit Bestimmtheit als zu dieser Abtheilung gehörig bezeichnen kann; daneben zeigen sich allerdings einzelne Anklänge an Hexakorallier, namentlich an Astraeiden, doch nicht in hinreichender Stärke, um die Bezeichnung der beiden Gattungen als Uebergangstypen zu rechtfertigen, wenn auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass sie sich bei Ausdehnung unserer Kenntnisse einmal als Anfangsglieder einer derartigen

---

[1]) Namentlich die Entwicklung der Septa von *Heterophyllia Sedgwicki* bei Duncan a. a. O., Taf. XXXI, Fig. 6 b, lässt sich sehr gut auf das Tetrakoralliersehema zurückführen, nicht aber auf das der Hexakorallier.

[2]) Eine sehr merkwürdige Eigenthümlichkeit von *Heterophyllia mirabilis* bildet das Auftreten von sechs Reihen erhabener Warzen, welche durchbohrt sind und nach abwärts gekrümmte Dornen tragen, eine bei Korallen unerhörte Erscheinung, die allerdings bestritten wurde. (Vergl. eine Reihe polemischer Notizen von Young, Fielding, de Wilde und Duncan in Geolog. Magaz., 1866, vol. III.) Vielleicht handelt es sich nicht um wirkliche Dornenbildung, sondern um die Anfänge einer Stolonenbildung, wie sie von Lindström bei *Rhizophyllum elongatum* beschrieben wurde (vergl. oben).

Kette erweisen werden. Die Zellen mit wenigen Septen bieten so ganz ausnahmsweise Verhältnisse, dass sie für die hier vorliegende Frage wohl ausser Betracht bleiben müssen.

Eine andere Form, welcher eine Zwischenstellung zwischen Hexakoralliern und Tetrakoralliern zugeschrieben wird, ist die im oberen Silur von Norwegen und der Insel Gotland vorkommende *Calostylis denticulata;*[1]) in ihrer allgemeinen Erscheinung gleicht dieselbe einer gewöhnlichen Rugose mit sehr zahlreichen und regellos gestellten Septen und mit Verjüngungen des Kelches; man findet gewöhnlich grosse Einzelzellen und diese tragen an ihrer Seite in einer Reihe übereinander zahlreiche Knospen von sehr eigenthümlicher Beschaffenheit, welche am ehesten an Stolonenbildung erinnert, und die jedenfalls nur mit Bildungen bei Tetrakoralliern vergleichbar ist. Mit einer Einreihung bei diesen ist auch die Anordnung der Septa sehr wohl vereinbar, indem die Unregelmässigkeit der Stellung im Alter bei Cyathophyllen u. s. w. ausserordentlich häufig wiederkehrt und wenigstens in der Jugend nach Lindström vierzählige Gruppirung bei *Calostylis* wahrnehmbar ist; Zweiseitigkeit allerdings ist nicht beobachtet; Endothekargebilde fehlen.

Wäre demnach gegen die Einreihung bei den Tetrakoralliern nichts einzuwenden, so tritt nun ein Merkmal hinzu, welches im höchsten Grade auffallend und bei der genannten Abtheilung durchaus unerhört ist; die Septa bestehen nämlich nicht aus einer compacten Kalklamelle, sondern aus einer Menge miteinander verschmolzener dornförmiger Kalkkörner, zwischen welchen zahlreiche unregelmässige Zwischenräume vorhanden sind; die ganze Structur ist durchlöchert; eine Zellwand ist nicht vorhanden, sondern nur an einzelnen Stellen sind Spuren einer schwachen Epithek zu sehen, die einzelnen Septa sind dadurch mit einander verbunden, dass unregelmässige Verwachsungen ihrer Seiten auftreten. Endlich ist das Vorhandensein einer schwammigen Pseudocolumella zu erwähnen, die jedenfalls für die Frage der Einreihung der Gattung bei Tetrakoralliern nicht von Bedeutung ist.

Die Porosität der Septa, welche *Calostylis* von allen Tetrakoralliern unterscheidet, ist ein Merkmal, welches bei einer grossen Abtheilung der Hexakorallier, bei den sogenannten Perforaten, oder den Poritiden im weiten Sinne in hohem Grade charakteristisch ist, und von Lindström, Duncan und Zittel

---

[1]) Lindström, Om twenne ofversiluriska Koraller från Gotland. Stockholm, Akad. Förhandl. Ofversigt., 1868, S. 421. — Lindström, A description of the Anthozoa Perforata from Gotland. Stockholm, Akad. Förhandl., 1870, IX, Nr. 1. — Zittel, Paläontologie, Bd. I, S. 248. — F. Römer, *Lethaea palaeozoica,* 1883, pag. 394. — Duncan, Revision of the families and genera of Madreporaria, a. a. O., S. 180. — Frech, Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, S. 930. — Ueber die Gattungen *Haplaraea* und *Diplaraea* vergl. Milaschewitsch in Becker-Milaschewitsch, Korallen der Nattheimer Schichten. Palaeontographica, Bd. XXI.

wird auch *Calostylis* geradezu als ein silurischer Vertreter der Perforaten betrachtet, während F. Römer und Frech sich gegen eine solche Ansicht ausgesprochen haben.

Die Perforaten umfassen eine sehr bedeutende Zahl verschiedener Formen, von welchen die ältesten sicheren Vertreter im oberen Jura vorkommen. Lindström und Duncan bezeichnen speciell die Familie der Eupsamminen, welche von der oberen Kreide bis heute verbreitet ist, als diejenige, welcher *Calostylis* eingereiht werden soll. Allein bei näherer Betrachtung lässt sich an einer wirklichen nahen Verwandtschaft dieser Formen nicht festhalten, wenn auch die ursprüngliche Diagnose der Eupsamminen sich allenfalls auf *Calostylis* anwenden lässt. In erster Linie ist die Anordnung der Septa bei den Eupsamminen eine ausgezeichnet sechsstrahlige, bei *Calostylis* eine unregelmässige mit vierzähliger Grundanlage; bei den Eupsammiden vereinigen sich die Septa zu Bündeln, indem die Septa höherer Ordnungen sich zu den primären hinüberbiegen, bei *Calostylis* liegen die Septa einander überaus nahe, sie sind dicht aneinandergedrängt, und an den Berührungsstellen treten unregelmässige Verwachsungen ein; endlich ist auch die Structur der Septa sehr abweichend, bei den Eupsamminen sind die grösseren Sternlamellen undurchbohrt oder haben nur in der Nähe der Wandung einige Poren, und nur bei den kleineren Septen höherer Ordnungen tritt der trabeculäre und löcherige Bau mehr zu Tage, während bei *Calostylis* derselbe bei allen Septen gleichmässig in ausgezeichneter Weise entwickelt ist. Unter diesen Umständen kann die Zurechnung zu den Eupsamminen nicht als den natürlichen Verhältnissen entsprechend betrachtet werden.

Auch Zittel hat *Calostylis* wenigstens in die Nähe der Eupsamminen gebracht, er hat die genannte Gattung mit den jurassischen Sippen *Haplaraea* Milasch. und *Diplaraea* Milasch. zu einer Gruppe der Calostylinen vereinigt und diese mit den Eupsamminen zu einer Familie der Eupsammiden zusammengezogen. Duncan trennt dagegen *Haplaraea* in seinem Systeme weit von *Eupsammia* und ihren Verwandten und bringt sie zu den Plesioporitiden, während *Haplaraea* eingezogen wird. Nach der neuen Auffassung von Ortmann muss *Diplaraea* bei den Thamnastraeiden untergebracht werden.

Soll man überhaupt *Calostylis* an eine der jüngeren Perforatengruppen anschliessen, so scheint Zittel's Ansicht jedenfalls besser begründet als die Unterbringung bei den Eupsamminen. Der äussere Habitus der silurischen Gattung zeigt Anklänge an *Haplaraea* und *Diplaraea,* und auch die unregelmässige Anordnung der Septa ohne deutlich hervortretende Cyklen ist beiden gemeinsam. Allein auch hier stellen sich sehr erhebliche Unterschiede ein; die genannten jurassischen Formen haben ganz charakteristische Synaptikeln, und auch die von Milaschewitsch beschriebene und abgebildete Structur der Septa weicht sehr erheblich von derjenigen von *Calostylis* ab; die letztere zeigt über-

dies eine ganz eigenthümliche Art der Knospenbildung, während bei *Diplaraea* Vermehrung durch Theilung herrscht. Es kann also auch hier von wirklicher Verwandtschaft nicht die Rede sein.

Noch weit grösser ist der Unterschied von allen anderen Gruppen jüngerer Perforaten, und es muss unbedingt daran festgehalten werden, dass *Calostylis* in keine der bekannnten Familien gebracht werden kann; es bleibt also noch die Frage zu erörtern, ob *Calostylis* als Vertreter einer eigenen Familie den Perforaten eingereiht werden darf und innerhalb des grossen Kreises der letzteren einen in vieler Beziehung an die Tetrakorallier erinnernden Typus darstellt.

Zur Beantwortung dieser Frage kommt es vor Allem darauf an, was man unter Perforaten zu verstehen hat; sollen diese überhaupt alle Madreporarier mit poröser und löcheriger Skeletstructur umfassen, was, wie es scheint, von manchen Seiten stillschweigend angenommen wird, dann muss *Calostylis* natürlich ebenfalls hier ihren Platz finden. Allein eine derartige Behandlung entspricht in keiner Weise den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen. Die Hexakorallier von den extremsten Perforatenformen der Alveoporen und Poriten bis zu den ganz compacten Astraeen bilden eine zusammenhängende Reihe, deren fundamentaler Charakter in der sechsstrahligen Anordnung der Septa gelegen ist, und diese durchaus richtige Auffassung hat ihren schärfsten Ausdruck darin gefunden, dass man vielfach nicht mehr zwischen zwei gleichwerthigen Gruppen der Perforaten und Eporosen unterscheidet, sondern Perforaten (Poritiden), Fungiden, Astraeiden u. s. w. als einander entsprechende Abtheilungen aneinanderreiht, ja vielfach hat man sogar die Zusammenfassung der Perforaten überhaupt aufgegeben und in Poritiden (im engeren Sinne), Madreporiden, Eupsammiden aufgelöst. Mit einem Worte, die Perforaten sind nicht die porösen Korallen überhaupt, sondern nur die porösen Hexakorallier. Das erste und wichtigste Merkmal ist und bleibt daher der strahlige, und zwar ganz vorwiegend sechsstrahlige Bau; wo dieser fehlt, ist es eine vollständige Verkennung der Verwandtschaftsverhältnisse, von Perforaten zu reden.

Wenden wir dieses Ergebniss auf *Calostylis* an, so müssen wir uns auch gegen die Einreihung derselben bei den Perforaten erklären; im Alter ist der Bau unregelmässig strahlig, aber schon bei Zellen mit einigen 30 Septen tritt die Vierzahl hervor; wie die ursprüngliche Anlage ist, wissen wir heute nicht, ein Beweis ist nach keiner Richtung vorhanden, aber vermuthlich ist die frühere Anlage eine zweiseitige. Jedenfalls fehlt jeder, selbst der leiseste Anhaltspunkt dafür, dass die Anordnung dem Hexakoralliertypus folge, und darauf ist um so grösserer Werth zu legen, als das geologische Vorkommen durchaus gegen die Zugehörigkeit zu den Hexakoralliern, beziehungsweise Perforaten spricht.

Ist damit nachgewiesen, dass *Calostylis* nicht zu den Perforaten gehört, so müssen wir fragen, ob wir die Gattung als Typus einer ganz selbstständigen Unterordnung der Madreporarier betrachten sollen, oder ob sich dieselbe zu den

Tetrakoralliern in Beziehung bringen lässt; abgesehen von der Structur liegt kein Anhaltspunkt zur Abtrennung von dieser Abtheilung vor, und wären die Septa compact, so würde Jederman die Gattung hier eingereiht haben. Es fragt sich also, welchen Werth wir auf die Structur legen sollen; der Unterschied ist allerdings ein sehr auffallender, allein wenn wir das Wesen desselben näher ins Auge fassen, stellt sich seine Bedeutung doch als geringer heraus, als es auf den ersten Anblick scheinen könnte. Auch die Septa von Tetrakoralliern sind in ihrer ersten Anlage aus der Verwachsung dornförmiger Kalkkörper entstanden, über welche sich dann ausgleichend und die Zwischenräume ausfüllend das Stereoplasma legt; man kann also das Septum von *Calostylis* als ein normales Tetrakoralliersepturn ohne Stereoplasma auffassen. Unter diesen Umständen ist die wahrscheinlichste Deutung der Gattung *Calostylis*, dass wir in ihr einen Tetrakorallier vor uns haben, den bisher einzigen Vertreter einer Gruppe, die zu den übrigen Tetrakoralliern in demselben Verhältnisse steht wie unter den Hexakoralliern die Perforaten zu den Eporosen. Ein strenger Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht wird aber erst durch die Auffindung zweiseitiger Anordnung bei ganz jungen Zellen von *Calostylis* geliefert werden können.

Ausser diesen Gattungen gibt es noch eine Anzahl von paläozoischen Korallen, welche mit gewissen Hexakoralliern Aehnlichkeit aufzuweisen haben: es sind das die sogenannten Perforaten der paläozoischen Zeit, wie *Stylaraea*, *Protaraea, Prisciturben, Araeopora, Dendropora, Rhabdopora* u. s. w. Wenn aber manche dieser Formen auch unverkennbare Analogie mit den geologisch jungen Poritiden zeigen, so haben sie doch ganz gewiss mit den Tetrakoralliern nichts zu thun, sie sind daher hier nicht von Wichtigkeit für uns, und wir werden an einem andern Orte auf diese interessanten Formen zurückkommen.

Andere paläozoische Typen, welche als Zwischenglieder zwischen Tetrakoralliern und Hexakoralliern gelten könnten, werden nicht angeführt, wohl aber kommen in jüngeren Bildungen und in der Jetztzeit einige Formen vor, welche in gewisser Richtung an Tetrakorallier erinnern und theilweise auch von manchen geradezu als solche bezeichnet werden. So wurde zuerst von Quenstedt,[1]) später von Fromentel[2]) und Becker[3]) auf eine eigenthümliche Bildung hingewiesen, welche bei einigen jurassischen und cretacischen Korallen, wie *Placophyllia, Pleurostylina, Pleurophyllia* (Fig. 56), *Hexasmilia* u. s. w. auftritt und als Columellarseptum bezeichnet wird; hier tritt ein einzelnes Septum besonders stark hervor und ragt bis über die Mitte

[1]) Quenstedt, Handbuch der Petrefactenkunde, 1. Aufl., 1852, S. 654.

[2]) Fromentel, Note sur les polypiers fossiles de l'étage portlandien de la Haute-Saône. Bulletins Soc. Géol. de France, 1856, vol. XIII, pag. 851.

[3]) Becker-Milaschewitsch, Die Korallen der Nattheimer Schichten. Palaeontographica, 1875, Bd. XXI.

des Kelches hinaus, wie das unter den Tetrakoralliern bei *Hallia* der Fall ist. Man hat diese Erscheinung in der Weise zu deuten gesucht, dass man eine Verschmelzung eines Septums mit der Columella annahm, allein das ist eine willkürliche Deutung, welche in der Form des Septums keine Begründung findet und nur gemacht wurde, um über eine zur rein sechsstrahligen Entwicklung nicht passende Erscheinung hinwegzukommen. Wir haben es jedenfalls mit einer Störung des strahligen Baues und einer Annäherung an seitliche Symmetrie zu thun, welche von grosser Bedeutung ist; ob aber in der Gesammtanlage ein Anklang an die Entwicklung der Tetrakorallier vorhanden ist, und das Columellarseptum etwa dem Hauptseptum der letzteren entspricht, lässt sich für jetzt nicht feststellen. In der Literatur sind keine Angaben enthalten, und die wenigen Exemplare der fraglichen Gattungen, die ich untersuchen konnte, waren mit der Unterseite festgewachsen und diese dadurch in einen Zustand versetzt, dass keine Untersuchung möglich war, ob etwa in frühester Jugend Andeutung einer Anordnung nach dem Kunth'schen Wachsthumsgesetze vorhanden sei.

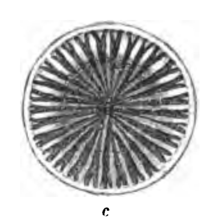


Fig. 56. Zelle von *Pleurophyllia dianthus* aus dem oberen Jura von Nattheim, von oben gesehen, nach Becker. *c* Columellarseptum.

Von noch grösserer Bedeutung sind die Verhältnisse einiger seltener Korallen aus dem oberjurassischen Korallenkalke von Nattheim in Württemberg, für welche Quenstedt die Gattung *Mitrodendron (Lithodendron)* aufgestellt hat,[1]) und diese merkwürdigen Formen nähern sich wohl unter allen mesozoischen Typen den Tetrakoralliern am meisten. Es gehören hierher strauchförmige Polypenstöcke, in deren Zellen die Septa eine auffallend zweiseitige Anordnung zeigen; bei *Mitrodendron mitratum* (Fig. 57) wird der Kelch durch ein hervorragend grosses Septum (»Columellarseptum«) in zwei Hälften getheilt, und an dieses schliessen sich jederseits zwei etwas kleinere und zwei ganz kleine, rudimentäre Septa an; diesen stehen im Reste des Kelches scharf gesondert 12 radiär angeordnete Septa gegenüber, sämmtlich kleiner als die fünf bilateral geordneten Septa. Auch hier treten alternirend mit den wohl entwickelten rudimentäre Septa auf. Es ist das jedenfalls eine Stellung der Sternlamellen, welche sich auf den Hexakoralliertypus nicht oder doch nur unter Annahme der ungewöhnlichsten secundären Störungen zurückführen lässt, der dagegen mit dem Kunth'schen Wachsthumsgesetze der Tetrakorallier wohl in Einklang zu bringen ist. Dazu kommt noch Kelchknospung mit einer Form der



Fig. 57. *Mitrodendron mitratum* aus dem oberen Jura von Nattheim. Kelch von oben, nach Quenstedt.

[1]) Quenstedt, Jura, S. 709, Taf. 86, Fig. 9. — Becker-Milaschewitsch, Die Korallen der Nattheimer Schichten. Palaeontographica, 1876, Bd. XXI, S. 112, Taf. 51, Fig. 9. — Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, VI. Korallen, S. 731.

Knospenbildung, wie sie bei Hexakoralliern in dieser Weise kaum je zu sehen sein dürfte, wohl aber mit der Tabularknospung der Tetrakorallier grosse Uebereinstimmung zeigt. Die Entwicklung der Endothekargebilde ist nicht bekannt.

Wäre diese Form etwa im Devon gefunden worden, so würde ihr Vorkommen hier durchaus nicht befremden, und es würde sich kaum Jemand bedenken, sie den Tetrakoralliern anzureihen, und auch als jurassische Koralle können wir sie kaum anders beurtheilen; es ist wahrscheinlich ein Tetrakorallier, aber der sichere Beweis für diese Annahme fehlt, indem das allein entscheidende Merkmal, die Vermehrung der Septa, nach dem Kunth'schen Wachsthumsgesetze noch nicht nachgewiesen werden konnte.

An *Mitrodendron* schliessen sich in der Anordnung der Septa nach Becker und Milaschewitsch[1]) noch zwei weitere Korallen des oberen Jura an, nämlich *Latusastraea alveolaris* Goldf. und *Amphiastraea basaltiformis* Et. aus Frankreich; bei ersterer Art findet aber die Vergrösserung der Stöcke durch Aussenknospung, nicht durch Kelchknospung statt, bei der letzteren findet Kelchknospung statt, aber der ganze Habitus ist derjenige einer modernen Astraeide, der Tetrakoralliercharakter tritt also bei ihnen weniger hervor als bei Mitrodendron. Auch bei diesen Arten ist jedoch die Art der Einschaltung neuer Septa nicht festgestellt und eine sichere Entscheidung daher nicht möglich.

Immerhin bleibt Folgendes bemerkenswerth: Wir haben in *Mitrodendron mitratum* eine Form, die äusserlich sehr grosse Aehnlichkeit mit Tetrakoralliern zeigt, *Latusastraea alveolaris* und *Amphiastraea basaltiformis* schliessen sich in der Stellung der Septa an *Mitrodendron* an, zeigen aber in anderen Merkmalen mehr Anklänge an den Hexakoralliertypus; bei *Placophyllia, Pleurophyllia, Pleurostylina* und Genossen (vergl. oben) endlich ist nur mehr das Columellarseptum als ein Merkmal vorhanden, welches nicht zum Hexakoralliertypus passt. Die Vermuthung liegt nun sehr nahe, dass wir es hier in der That mit Bindegliedern zwischen den beiden grossen Gruppen der Madreporarier zu thun haben, ein Beweis dafür ist jedoch durchaus nicht vorhanden; überdies ist es seltsam, dass die Tetrakoralliermerkmale bei drei so ganz voneinander verschiedenen Gattungen wie *Mitrodendron, Latusastraea* und *Amphiastraea* isolirt vorkommen, und wir müssen daher die ganze Frage als noch durchaus nicht spruchreif betrachten.

Hier verdient jedenfalls auch bemerkt zu werden, dass, wie schon erwähnt, bei den geologisch ältesten Hexakoralliern zwar strahlige Anordnung herrscht, dass aber die Ausbildung nach der Sechszahl noch nicht hervortritt; unter allen Korallen der Trias, die bisher näher beschrieben worden sind, ist noch keine deutlich sechszählig gebaut, und erst im unteren Lias scheinen nach dem heu-

[1]) A. a. O., S. 166, 233. — Vergl. auch Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, VI. Korallen, S. 822 *(Explanaria alveolaris)*.

tigen Stande der Erfahrungen die ersten Formen aufzutreten, bei welchen dies der Fall ist.[1]) Es ist das jedenfalls ein Verhältniss, welches die Annahme eines Ueberganges von den Tetrakoralliern zu den Hexakoralliern wesentlich erleichtert; eine Ausartung der bilateralen Symmetrie zu einer strahligen Anordnung ohne bestimmtes Zahlengesetz und von da zur Sechszahl kann viel leichter gedacht werden als eine unmittelbare Umbildung vom Tetrakorallier- zum typischen Hexakoralliertypus.

Auch aus der Jetztwelt werden einige Formen lebender Tetrakorallier erwähnt, unter welchen die Gattungen *Haplophyllia* und *Guynia* jedenfalls am wichtigsten sind; *Haplophyllia* wurde in den westindischen Gewässern aus ziemlich tiefem Wasser von 324 Faden mit dem Schleppnetze heraufgeholt und von Pourtalès beschrieben.[2]) Es ist eine kleine Einzelkoralle mit Mittelsäulchen und acht primären Septen, welche mit acht kleineren Septen alterniren; allein die Achtzahl ist kein entscheidendes Merkmal für die Zugehörigkeit zu den Tetrakoralliern, abnorme Bildungen dieser Art kommen auch bei Hexakoralliern vor; an einer Stelle des Kelches zeigt sich allerdings eine deutliche Störung des radiären Baues, allein es scheint sich dabei um eine abnorme Bildung, welche durch mechanische Verletzung etwa durch einen parasitischen Wurm veranlasst wurde, nicht um ein normales Anzeichen bilateraler Bildung zu handeln. Von einer Anordnung der Septa nach dem Kunth'schen Gesetze ist nichts beobachtet worden. Eine neue Untersuchung dieser jedenfalls merkwürdigen Form ist vorläufig nicht möglich, da das einzige gefundene Exemplar beim Brande von Chicago im Jahre 1871 zu Grunde gegangen ist. Ein hinreichender Grund für die Einreihung bei den Tetrakoralliern ist jedenfalls nicht vorhanden.

Auch die oben genannte Gattung *Guynia,* welche winzig kleine, im mittelländischen Meere und in Westindien in etwa 100 Faden Tiefe gefischte Einzelkorallen umfasst, kann nicht als Vertreterin der *Tetracorallia* angesprochen werden; es sind in der Regel acht Septa vorhanden, von denen eines manchmal grösser ist als die übrigen; im Alter wird bisweilen die Zahl der Septa eine geringere, indem an zwei Stellen je zwei Septa miteinander verschmelzen. Allein auch hier ist der Nachweis bilateraler Entwicklung nicht geliefert, und auch Duncan, welcher die Gattung ursprünglich zu den Rugosen stellte, ist in neuerer Zeit von dieser Ansicht zurückgekommen und führt dieselbe nun mit

---

[1]) Duncan, Monograph of the British Fossil Corals, Part IV, pag. 4. Palaeontogr. Soc., 1867.

[2]) Pourtalès, A contribution to the Fauna of the Gulf-Stream at great depths. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard college, 1867, Nr. 7, pag. 139. — Pourtalès, Deep-See Corals. Illustrated catalogue of the Museum of Comp. Zool., 1871, Nr. 4, pag. 51. — Vergl. auch Kunth, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1869, S. 684.



Haplophyllia unter den Turbinoliden bei den Hexakoralliern an, allerdings als eine den Tetrakoralliern nahestehende Form.[1])

Endlich ist noch eine kleine Gruppe von Formen zu nennen, welche von den normalen Hexakoralliern, namentlich durch die Entwicklung der Endothekargebilde abweicht und sich durch das Vorhandensein von Böden und blasigem Gewebe den Rugosen nähert;[2]) hierher gehören *Holocystis* Lonsd. aus der Kreide, *Coccophyllum* Reuss aus der Trias und *Moseleya* Quelch, unter welchen die erstgenannte noch überdies vierzähligen Bau zeigt; allein gerade für *Holocystis* hat Kunth radiäre Anordnung und Entwicklung der Septa bestimmt nachgewiesen. Auch bei *Moseleya* ist wenigstens bei ganz jungen Individuen das Vorhandensein von vier primären Septen deutlich hervortretend, aber keine von all den Gattungen zeigt das charakteristische Wachsthumsgesetz der Tetrakorallier.

Allerdings hat die Uebereinstimmung in den Endothekargebilden und in gewissen Punkten des äusseren Habitus Quelch genügend geschienen, nicht etwa um diese Formen für Rugosen zu erklären, sondern um die ganze Ordnung der Tetrakorallier aufzulösen, sie den Hexakoralliern oder Madreporariern einzuverleiben und hier die einzelnen Gruppen der Tetrakorallier unter die verschiedenen Familien aufzutheilen. So erscheinen die Cyathaxonier[3]) als Turbinoliden, die Cyathophylliden, Cystiphylliden und Stauriden als Astraeiden, während andere Rugosen, wie es scheint, ganz von den Korallen ausgeschlossen werden sollen. Dabei scheint aber dem genannten Forscher durchaus entgangen zu sein, dass in der bilateralen Anordnung der Septa nach dem Kunth'schen Wachsthumsgesetze ein gemeinsames Merkmal von höchstem morphologischem Werthe vorliegt, welches die Tetrakorallier aufs Innigste untereinander verknüpft und von anderen Gruppen sondert. Unter diesen Umständen muss die Begründung dieser Auffassung als eine ungenügende bezeichnet werden.

---

[1]) Duncan, On the structure and affinities of *Guynia annulata*, with remarks on the Persistence of Palaeozoic Types of Madreporaria. Philosophical Transactions, 1872, vol. CLXII, pag. 92. — Duncan, A Description of the Madreporaria dredged up during the Expedition of H. M. S. Porcupine in 1869 and 1870. Transactions of the Zoolog. Soc. London, 1873, vol. VIII, Part 5, pag. 335. — Duncan, A Revision of the families and genera of the Sclerodermic Zoantharia on Madreporaria. Journal of the Linnean Soc. London, 1884, Zool., vol. VIII, pag. 32.

[2]) Lonsdale, Quarterly Journ. Geol. Soc., 1849, vol. V, pag. 83. — Kunth, Zeitschrift der Deutschen geol. Gesellschaft, 1869, S. 658. — Reuss, Anthozoen der Kössener Schichten und der alpinen Trias. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1864, Bd. L, S. 167. — Quelch, Report on the Reef-Corals collected by H. M. S. Challenger. Challenger-Berichte, Zoologie, 1886, Bd. XVI. — Duncan, A Revision of the families and genera of the Sclerodermic Zoantharia (vergl. oben), pag. 131.

[3]) Mit den Gattungen *Cyathaxonia, Guynia, Duncania* und *Heterophyllia; Holocystis* fungirt als Stauride.

Wir haben diejenigen Typen kennen gelernt, welche wirklich oder scheinbar Merkmale von Tetrakoralliern und Hexakoralliern in sich vereinen; ein ganz strenger Beweis ist trotz aller Bemühungen für den Zusammenhang beider Abtheilungen bisher noch nicht erbracht, wenn auch sehr wichtige Wahrscheinlichkeitsgründe für eine solche Auffassung sprechen.

Abtheilungen der Hexakorallier.[1]

Die ältesten Formen, welche allgemein und mit Bestimmtheit zu den Hexakoralliern gezählt werden, treten uns in der Trias entgegen; eine Anzahl von Formen sind aus der alpinen Obertrias von St. Cassian in Tirol und aus der rhätischen Stufe durch Laube und Reuss beschrieben worden, einzelne auch, die ältesten von allen, aus dem Muschelkalk; sehr viel zahlreicher sind die Arten, welche noch unbeschrieben aus den Alpen in verschiedenen Sammlungen liegen und bisher noch keine Bearbeitung gefunden haben. Ja nach der Ansicht vieler Alpengeologen, namentlich von F. v. Richthofen und E. v. Mojsisovics, deren Auffassung eine richtige zu sein scheint, haben die Korallen der Trias im grossartigsten Maasse riffbildend gewirkt, und ihrer Thätigkeit wäre wesentlich die Ablagerung jener überaus mächtigen, ungeschichteten Kalk- und Dolomitriffe zuzuschreiben, welche am Aufbaue der nördlichen wie der südlichen Nebenzone der Ostalpen so gewaltigen Antheil nehmen.

Der Lias in derjenigen Ausbildungsform, in welcher wir ihn in Europa finden, ist der Entwicklung der Korallen sehr wenig günstig und nur an einigen wenigen Fundorten und in einzelnen Schichten, z. B. in den Angulatenschichten von England, ist eine nennenswerthe Zahl von Arten gefunden worden. Als eine sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit der ältesten Hexakorallier der Trias und des Jura ist hervorzuheben, dass, wie oben erwähnt wurde, fast nirgends eine deutlich sechsstrahlige Anordnung der Septa hervortritt, sondern die Septa von ziemlich gleicher Grösse sind; von der ältesten Hexakoralliersform, die wir kennen, einer *Montlivaultia* aus dem Muschelkalke, ist jedoch nach Frech, wenn auch nicht in den Grössen-, so doch in den Zahlenverhältnissen der sechsgliedrige Bau bemerkbar.[2])

---

[1]) Die Zahl der systematischen Arbeiten über Hexakorallier ist eine so überaus grosse, dass deren Aufzählung zu weit führen würde. Ausser den älteren Werken von Goldfuss, Milne-Edwards, Haime und Michelin sind in erster Linie die Werke von Reuss zu nennen, ferner diejenigen von d'Achiardi, Becker, Bölsche, Duncan, Etallon, Felix v. Fritsch, Fromentel, Koby, Laube, Milaschewitsch, Pratz und Woods.

[2]) Duncan, Monograph of the British Fossil Corals, Part IV, pag. 4. Palaeontogr. Soc., 1867. — Frech, Ueber das Kalkgerüst der Tetrakorallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft. 1885. S. 942.

Erheblich reicher als der Lias ist an vielen Punkten Europas der mittlere Jura an Korallen; in ganz ausserordentlicher Formenfülle aber treten uns dieselben im oberen Jura entgegen, der in Mitteleuropa wie im alpinen Gebiete in den verschiedensten Horizonten eine Menge der fossilreichsten Korallenablagerungen enthält, welche sich allerdings an Mächtigkeit mit den triadischen Riffen nicht messen können, diese aber an Formenmannigfaltigkeit weitaus zu übertreffen scheinen. Weit ärmer ist die untere Kreide, dagegen finden wir in den Ablagerungen der oberen Kreide, in den Alpen, in den »Gosauschichten« und verwandten Ablagerungen wieder eine überaus grosse Menge von Korallen, während allerdings nördlich davon in Mitteleuropa die grossen stockbildenden Formen nur sehr dürftig entwickelt sind. Im unteren Tertiär sind namentlich die Oligocänschichten der Südalpen mit reichen Korallenablagerungen ausgestattet, unter welchen besonders diejenigen von Oberburg, Castel Gomberto und Crosara hervortreten, aber auch in den Nordalpen sind noch Riffkorallen, z. B. bei Stockerau in der Nähe von Wien vorhanden, und eine sehr nahestehende Fauna ist aus Westindien bekannt. Im oberen Tertiär kommen zwar am Nordrande der Alpen wie in Südeuropa noch Riffkorallen vor (Poriten u. s. w.) und in den »Leithakalken« kommt es auch noch zur Riffbildung, aber die Entwicklung ist hier doch eine verhältnissmässig dürftige, und wir müssen uns viel weiter nach Süden, nach Sindh, nach Java u. s. w. wenden, um eine reichliche Ausbildung zu finden, während im Pliocän die grösseren Korallen aus Europa fast ganz verschwunden sind und nur mehr die Tiefseekorallen zurückbleiben.

Es lässt sich also hier ein allmäliger Rückzug der grossen Korallenstöcke von Norden her gegen die Aequatorialregion verfolgen, und das Verhältniss wird noch weit klarer, wenn wir auch die paläozoischen Vorkommnisse in Betracht ziehen; silurische und carbonische Korallen kennt man in ausgezeichneter Entwicklung im höchsten Norden, aus nachcarbonischen Ablagerungen aber dürfte noch keine grössere colonienbildende Form jenseits des 56.° nördl. Br. gefunden worden sein; dann folgt der Rückzug in der neueren Aera, wie er soeben geschildert wurde, und eine wie beschränkte Verbreitung die Riffkorallen heute besitzen, ist allgemein bekannt.[1])

---

[1]) Als eine Ausnahme davon stellt sich die von Milne-Edwards und Haime beschriebene *Madrepora borealis* aus dem Weissen Meere aus der Gegend von Archangel dar, ein Vorkommen, das auch neuerdings wieder von Quelch in seinem Berichte über die Riffkorallen der Challenger-Expedition genannt wird. Es scheint demnach an der Existenz einer *Madrepora*, einer Gattung, die sonst nur in den heissesten Tropenmeeren gedeiht, im hohen Norden kein Zweifel erhoben worden zu sein; auch mir ist nichts Derartiges aus der Literatur bekannt. Da mir aber ein solches Auftreten von *Madrepora* aus naheliegenden Gründen sehr bedenklich erschien, so wandte ich mich an Herrn Akademiker Fr. Schmidt in Petersburg mit der Bitte um Mittheilung, ob ihm etwas Näheres über diese Art bekannt geworden sei,

Man könnte daraus schliessen, dass seit der Carbonzeit entsprechend einer allmäligen Abkühlung des Klimas ein ganz allmäliges, schrittweises und gleichmässiges Zurückweichen der Korallen von Norden stattgefunden habe. Was die Frage der Einwirkung der Wärme anlangt, so ist wohl hier nicht der Platz, auf diesen Gegenstand näher einzugehen, dass aber der Rückzug gleichmässig erfolgt sei, kann durchaus nicht behauptet werden; es ist sehr wohl möglich, dass z. B. die geringe Menge der Korallen in unterer Kreide und im Lias nicht nur durch Faciesverhältnisse, sondern durch Unregelmässigkeiten in jener Hinsicht verursacht ist.

Für die Eintheilung der Hexakorallier wurden verschiedenartige Merkmale herbeigezogen, in erster Linie die compacte oder poröse Structur der Kalktheile, demnächst die Beschaffenheit der Endothekargebilde, für Unterscheidungen niedrigeren Grades das Auftreten von ungeschlechtlicher Vermehrung durch Theilung oder Knospung, die Beschaffenheit der Zellwand, die Beschaffenheit des oberen Randes der Septa, das Vorhandensein oder Fehlen von Columella, Pali, Cönenchym u. s. w.

Milne-Edwards und Haime unterschieden zunächst zwei Hauptgruppen, die Perforaten und die Eporosen, erstere mit porösem, letztere mit compactem Skelet, und innerhalb jeder dieser Abtheilungen wurden dann wieder mehrere Familien aufgestellt; später wurden mehrfache Aenderungen vorgenommen. Die neuesten Versuche einer Eintheilung beschränken sich auf die Festhaltung von 4—5 grösseren Unterabtheilungen, die dann in eine Menge von Familien zerfallen. Man kann die Gruppirung etwa folgendermassen vornehmen:

1. Perforaten (Poritiden); das ganze oder fast das ganze Skelet porös, löcherig zerfressen oder netzförmig.

2. Thamnastraeiden. Septa porös bis compact; Zellwandungen fehlend oder sehr wenig entwickelt; Synaptikeln und Traversen vorhanden.[1]

3. Fungiden. Septa compact; Zellwandung fehlend oder wenig entwickelt; Synaptikeln vorhanden.

---

oder ob in den Petersburger Museen ein Stück von ***Madrepora borealis*** zu finden sei. Herr Fr. Schmidt hatte die Güte, mir folgende Mittheilung zu machen, für welche ich ihm hiemit meinen besten Dank ausspreche: »Herr Herzenstein, der Custos des zoologischen Museums unserer Akademie, der wiederholt am Weissen Meere war und viele Sammlungen von dort durchmustert hat, kennt durchaus keine Madreporen von dort. Die Localitätsangabe von Milne-Edwards und Haime muss daher wohl auf einem Irrthume beruhen.« Das Originalexemplar von ***Madrepora borealis*** M.-E. et H. soll im Jahre 1829 von E. Robert bei Archangel gesammelt worden sein und wird in Paris im Jardin des Plantes aufbewahrt.

[1]) Die Angehörigen dieser Abtheilungen bilden Uebergänge zwischen Poritiden, Fungiden und Astraeiden und wurden meist unter diese Gruppen vertheilt; Ortmann (a. a. O.) stellt sie als selbstständige Familie auf, und ich folge ihm wegen der Schwierigkeit, die hieher gehörigen Formen sonst unterzubringen, wenn auch die Bedeutung der Thamnastraeiden geringer scheint als diejenige der anderen Familien.

4. Astraeiden. Septa und Zellwand compact; letztere sehr entwickelt, durch seitliche Verwachsung der Septa gebildet; Traversen vorhanden.

5. Oculiniden. Septa und Zellwand compact, letztere sehr entwickelt, selbstständig, nicht durch seitliche Verwachsung der Septa entstanden *(Euthecalia)*[1]). Synaptikeln und Traversen fehlen.

Die Poritiden im weitesten Sinne oder die Perforaten sind durch die auffallende Porosität und löcherige Beschaffenheit der Harttheile ausgezeichnet; die Weichtheile füllen diese Hohlräume in dem Skelete aus, so dass in den zusammengesetzten Colonien die einzelnen Individuen auf diesem Wege mit einander in Verbindung stehen; die Septa sind oft sehr entwickelt, in anderen Fällen stark reducirt, bisweilen undurchbohrt; Endothekargebilde fehlen sehr häufig, bei manchen aber treten Traversen oder Querböden auf. Die Hauptentwicklung dieser Abtheilung fällt in die jüngsten Zeitabschnitte, namentlich in der Jetztwelt sind gerade Angehörige dieser Gruppe, die Madreporen, Poriten u. s. w. vielleicht die wichtigsten unter den Riffbildnern; im jüngeren Tertiär ist ihre Rolle auch schon ziemlich bedeutend, in den älteren Ablagerungen aber stehen sie hinter den porenlosen Formen, namentlich hinter den Astraeen sehr weit zurück.

Die extrem und typisch entwickelten Perforaten, sämmtlich Colonienbildner, gehören den beiden Familien der Poritiden im engeren Sinne und den Madreporiden an; bei den ersteren, unter welchen *Porites* und *Alveopora* als wichtige Gattungen hervorgehoben werden mögen, ist das ganze Gerüste von netzförmigem und trabeculärem Baue, die Septa sind ebenfalls trabeculär und oft mit grossen »fensterähnlichen Oeffnungen« versehen, die Zellwände sind sehr porös und lagern sich entweder unmittelbar aneinander oder sind durch wenig entwickeltes poröses Sklerenchym miteinander verbunden. Bei den Madreporiden (Fig. 58) ist ein mehr oder weniger reichliches Cönenchym von schwammiger oder netzförmiger Structur vorhanden, welches bald mit den Zellwänden zu verschwimmen scheint, bald sich deutlich von denselben abhebt; die Septa sind deutlich lamellenförmig, schwach porös oder selbst compact. Bei den eigentlichen Madreporen sind stets zwei Septa auffallend stark entwickelt, das Cönenchym nicht sehr reichlich, die Zellwände oft undeutlich, während bei der Unterabtheilung der Turbinarinen ein Hervorragen zweier Septa nicht zu beobachten, das Cönenchym sehr reichlich ist und sich deutlich von den Wandungen abhebt.



Fig. 58. Verticaldurchschnitt durch eine *Madrepora*. Stark vergrössert, nach Duncan.

Während die Perforatenmerkmale hier entschieden hervortreten, ist das bei einer dritten Familie, bei den Eupsammiden, nicht mehr in diesem Maasse

[1]) Ob bei allen? (Vergl. oben S. 250.)

der Fall; es gehören hierher *Eupsammia*, *Balanophyllia, Stephanophyllia, Dendrophyllia* und andere Einzelzellen und verzweigte Colonien mit porösem, aber feinmaschigem Gewebe, mit deutlichen Zellwänden und sehr entwickelten, zahlreichen Septen, von welchen die grösseren, den älteren Cyklen angehörigen compact sind oder nur in der Nähe der Zellwand einige Poren tragen, während

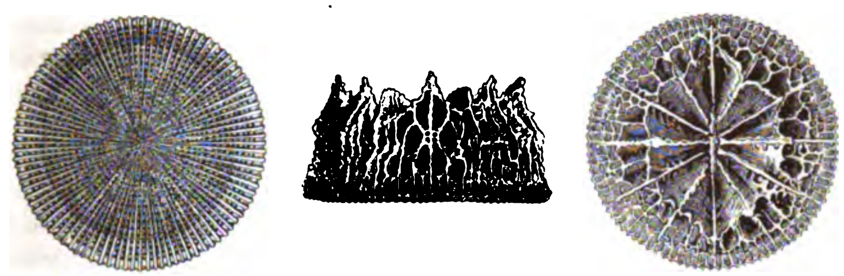


Fig. 59. *Stephanophyllia imperialis* aus dem oberen Miocän von Lapugy in Siebenbürgen. Unbedeutend vergrössert, nach Reuss.

die jüngeren deutlich durchbohrt sind. Ein eigenthümliches Aussehen erhalten die meisten Formen dadurch, dass die Septa höherer Ordnung sich zu den ihnen nahe gelegenen grösseren Septen hinüberbiegen und sich an dieselben anlegen, wodurch häufig sehr verwickelte und zierliche sternförmige Zeichnungen entstehen (Fig. 59).

Obwohl die Eupsammiden mit den anderen Perforaten in der Structur des kalkigen Skeletes bedeutende Aehnlichkeit haben, so scheint doch ein naher Zusammenhang nicht vorhanden zu sein; das stete Fehlen von Cönenchym, die eigenthümliche Art der Colonienbildung, indem jede Einzelzelle einen besonderen Ast des baumartigen Stockes bildet, das massenhafte Vorkommen von Einzelzellen, endlich die charakteristische Verbindung der Septa verleihen den Eupsammiden einen durchaus eigenthümlichen Charakter; überdies sind die Eupsammiden der grossen Mehrzahl nach Tiefseebewohner, während Poriten, Madreporen und ihre Verwandte ausgezeichnete Riffthiere sind. Auf diese Abweichungen hat in neuerer Zeit namentlich Ortmann hingewiesen, und nach seiner Auffassung wären auch die zwei Gruppen verschiedenen Ursprunges;[1]) sie sollen zwar beide von der Abtheilung der Thamnastraeiden abstammen, während aber die Eupsammiden auf die jurassischen Gattungen *Haplaraea* und *Diplaraea* zurückgeführt werden, gelten als die Ahnen der Poritiden und mittelbar wohl auch der Madreporiden im Einklange mit Pratz[2]) die Angehörigen der jurassischen Gattung *Microsolena*.

[1]) A. a. O., S. 201.

[2]) Pratz, Ueber verwandtschaftliche Beziehungen einiger Korallen . . . A. a. O., S. 101.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die genannten Perforatengruppen mit *Diplaraea, Haplaraea, Microsolena* viele Beziehungen zeigen; auf die Art und Weise der Verbindung werden wir später noch zurückkommen; hier müssen wir aber noch eine andere Seite der Frage in Betracht ziehen, welche von Bedeutung ist. Die angenommenen Stammformen der Perforaten treten im mittleren Jura auf; die typischen Eupsammiden, Poritiden und Madreporiden gehören der Hauptsache nach einer jüngeren Zeit an, aber daneben werden von der Mehrzahl der Paläontologen auch ältere Perforaten citirt, theilweise altpaläozoische Formen, und wir stehen also hier vor einem Widerspruche, auf dessen Bedeutung wir eingehen müssen. Von vielen Seiten werden die paläozoischen Favositiden (vergl. unten) zu den Perforaten gestellt, eine Auffassung, deren Berechtigung an anderer Stelle in Frage gezogen werden wird; aber auch abgesehen von dieser Familie treten verschiedene alte Formen auf, welche bei verschiedenen Abtheilungen der Perforaten untergebracht werden. Eine dieser Gattungen, die im oberen Silur Scandinaviens vorkommende *Calostylis,* wurde schon früher besprochen und hervorgehoben, dass dieselbe nicht hierhergestellt werden dürfe, sondern vermuthlich einen abweichenden Tetrakoralliertypus ohne Stereoplasma darstelle. Von anderen Formen sind namentlich zu nennen: *Protaraea* M.-E. et H., *Stylaraea* Seeb., *Prisciturben* Kunth, *Palaeacis* M.-E. et H., *Somphopora* Lindstr., *Araeopora* Nichols.[1])

Bei der Beurtheilung dieser schwierigen Verhältnisse müssen wir uns an das erinnern, was oben bei Besprechung der Gattung *Calostylis* hervorgehoben wurde, dass nämlich Porosität der Kalkgerüste kein so wichtiges Merkmal darstellt, dass wir auf dessen Vorhandensein hin allein schon berechtigt wären, eine vorliegende Form sofort bei den Perforaten unterzubringen, wenn nicht auch andere Merkmale, in erster Linie die Grundanlage des Septalapparates damit übereinstimmt; allerdings wird auch ein hoher Grad von Uebereinstimmung in anderen Charakteren zu einem derartigen Schlusse berechtigen, in Fällen, in welchen es nicht gelingt, die erste Anlage der Septa nachzuweisen.

Wir wenden uns von diesem Standpunkte aus einem raschen Ueberblicke über die fraglichen Gattungen zu. *Protaraea* wurde von Milne-Edwards und Haime für silurische Korallen aus Nordamerika aufgestellt und wurde später von C. v. Seebach aus baltischem Silur, von Kunth aus dem rheinischen Unterdevon nachgewiesen; weitere Notizen über die Gattung rühren von F. Römer und Rominger her. Nahe verwandt ist *Stylaraea* aus dem Silur von Esthland

---

[1]) Sav. Kent (Annals and Magazine of natural history, 1870, vol. VI, pag. 386) gibt bei Beschreibung der recenten Gattung *Favositipora* an, dass im Britischen Museum ein Exemplar einer Koralle von unbekanntem Fundorte, vermuthlich aus Devon oder Kohlenkalk Nordamerikas, liege, welche generisch ganz mit *Favositipora* übereinstimme. Da keinerlei nähere Beschreibung der Structur dieser Form vorliegt, so wird man diese Angabe vorläufig kaum als hinreichend beglaubigt betrachten können; vielleicht ist es eine *Araeopora*.

und Schottland[1]) und unterscheidet sich nur durch das Vorhandensein einer mächtig entwickelten schwammigen Columella. Bei beiden bildet der Korallenstock niedrige Ueberzüge auf fremden Körpern und hat flach trichterförmige Kelche, welche durch etwas löcheriges Cönenchym untereinander verbunden sind und durch Verbindungsporen miteinander communiciren; die Septa sind wohl entwickelt, 12—20 an Zahl, am oberen Rande spitzig gekörnt. In der Tiefe des Kelches sind convexe Querböden mit dornig-höckeriger Oberfläche vorhanden.

Im Allgemeinen lässt sich durchaus nicht bestreiten, dass diese Formen ziemlich grosse habituelle Aehnlichkeit mit gewissen geologisch jungen Perforaten zeigen, namentlich mit der in der Kreide- und Tertiärformation verbreiteten Poritidengattung *Litharaea.* Auch die Beschreibung lässt sich allenfalls mit der Zugehörigkeit zu den Perforaten vereinigen, obwohl die bei vielen paläozoischen Formen so verbreiteten »Verbindungsporen« durchaus nicht mit den Durchbohrungen der Zellwände der Perforaten übereinstimmen, wie später gezeigt werden wird. Auch die Entwicklung der Böden von *Protaraea* weist viel eher auf Beziehungen zu den Tabulaten (vergl. unten) als zu den Perforaten. Für Verwandtschaft mit letzteren lässt sich eigentlich nur die Beschaffenheit des Cönenchyms anführen, allein auch über dessen Structur wissen wir gar nichts Näheres, und es muss erst mikroskopischen Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob in dieser Beziehung wirklich Verwandtschaft mit den Poritiden vorhanden ist, oder vielmehr mit den Cönenchym-ähnlichen Gebilden mancher Tabulaten. Es scheint mir daher eine enge Beziehung mit ersteren durchaus unerwiesen, und jedenfalls hat die von Rominger und F. Römer vertretene Ansicht, dass man es mit Verwandten der paläozoischen Tabulatengattung *Thecia* zu thun habe, weit mehr Wahrscheinlichkeit für sich.

Wie die genannten Gattungen der geologisch jungen *Litharaea,* so ähnelt die von Kunth aus dem unteren Silur der Insel Oeland beschriebene Sippe *Prisciturben*[2]) auffallend den lebenden Turbinarien; allerdings ergibt hier schon eine etwas nähere Betrachtung einen bedeutsamen Unterschied: während nämlich das reichliche, feinporöse Cönenchym, in welches die Kelche eingebettet

---

[1]) Milne-Edwards et Haime, Polypiers fossiles des terrains paléozoiques, pag. 208. — C. v. Seebach, Die *Zoantharia perforata* der paläozoischen Periode. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1866, S. 304. — Kunth, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1870, S. 28. — Rominger, Geological Survey of Michigan, Lower Peninsula, vol. III, Part 2, Palaeontology, Corals, pag. 66. — F. Römer, *Lethaea palaeozoica,* 1883, pag. 455. — Die richtige generische Bestimmung der von Nicholson und Etheridge (Monograph of the Silurian fossils of the Girvan district in Airshire, 1878, Fasc. 1, S. 62. Taf. IV, Fig. 2) aus dem schottischen Silur beschriebenen *Stylaraea occidentalis* wird von Römer bezweifelt.

[2]) Kunth, Beiträge zur Kenntniss fossiler Korallen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1870, S. 25.

liegen, bei den Turbinarien stets echinulirt, niemals gestreift oder gerippt ist,[1]) tritt das letztere Merkmal gerade bei *Prisciturben* hervor; ausserdem aber lässt sich eine mindestens ebenso ausgesprochene äussere Aehnlichkeit mit der paläozoischen Tetrakoralliergattung *Arachnophyllum* Dana (*Darwinia* Dyb.) erkennen,[2]) auf welche F. Römer hinweist.[3]) Allerdings ist bei der letzteren Gattung das Cönenchym nicht porös, und in letzterem Merkmale zeigt *Prisciturben* Verwandtschaft mit den Perforaten; eine Beziehung zu den letzteren kann man dagegen in den von Kunth geschilderten sehr sonderbaren Längscanälen in der Wandung in keiner Weise erkennen, selbst wenn die von Kunth gegebene Deutung richtig ist, wofür die Zeichnung a. a. O. Taf. I, Fig. 2 b nicht zu sprechen scheint; über Endothekargebilde ist nichts bekannt. Im Ganzen kann man sagen, dass, soweit die Kenntniss der Gattung reicht, *Prisciturben* den Turbinarien ähnlicher ist als irgend einer paläozoischen Form, dass aber doch in der Streifung des Cönenchyms und in der wohl noch nicht ganz geklärten, jedenfalls aber sehr auffallenden Ausbildung der Kelchwand wichtige Abweichungen vorliegen, die eine wirklich nahe Verwandtschaft mit *Turbinaria* oder eine Unterbringung bei den Turbinarinen ausschliessen. Ein zwingender Grund, *Prisciturben* bei den Perforaten unterzubringen, ist nicht vorhanden, wenn auch nicht bestritten werden soll, dass die Gattung, wäre sie lebend gefunden, wahrscheinlich als aberrantes Anhängsel den Turbinarinen beigesellt würde.

Die von F. v. Richthofen im oberen Silur von China gesammelte und von Lindström beschriebene Gattung *Somphophora*[4]) ist so überaus abweichend gebildet, dass es mir nicht möglich scheint, irgend eine bestimmte Ansicht über deren Bedeutung auszusprechen, und dasselbe gilt von der Kohlenkalkgattung *Palaeacis* M.-E. et H., deren Deutung schon vielfach versucht wurde, und welche von Etheridge und Nicholson auf Grund eingehender mikroskopischer Untersuchungen ganz aus dem Kreise der Korallen ausgeschlossen und in die Nähe von *Stromatopora* gestellt wird. Mögen auch, wie F. Römer erwähnt, die grossen, mit Radialstreifen versehenen Kelche einer solchen Deutung Schwierigkeiten entgegensetzen, so ist doch jedenfalls die Gattung eine so eigenthümliche und aberrante, dass deren Einreihung bei den Perforaten nicht gerechtfertigt ist.[5])

---

[1]) Klunzinger, Die Korallthiere des Rothen Meeres, Abth. 2, S. 49.

[2]) Lindström (Index to the Generic Names applied to the Corals of the palaeozoic formations. Stockholm, Bihang till Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. VIII, Nr. 9) zieht *Darwinia* Dyb. zu *Arachnophyllum*.

[3]) Römer, *Lethaea palaeozoica*, pag. 404.

[4]) Lindström in Richthofen, China, Bd. IV, S. 51.

[5]) Milne-Edwards et Haime, Histoire naturelles des coralliaires, vol. III, pag. 171. — v. Seebach, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1866, S. 308. — Kunth, Ebenda, 1869, S. 185. — Etheridge and Nicholson, On the Genus *Palaeacis* and the Spe-

Ebenso verhält es sich mit der von Reuss beschriebenen Gattung *Heterastridium* von Hallstatt,[1]) welche zwar nicht paläozoischen, sondern obertriadischen Alters ist, aber doch aus weit älteren Schichten stammt als die typischen Perforaten; auch diese Form ist so seltsam und steht durch die ganz unerhörte Art des Dimorphismus ihrer Zellen allen anderen Anthozoen so ganz fremdartig gegenüber, dass kein bestimmtes Urtheil möglich ist.

Jedenfalls am meisten Aehnlichkeit mit echten perforirten Hexakoralliern hat in älteren Schichten die von Etheridge und Nicholson für eine Form aus carbonischen oder devonischen Schichten Australiens aufgestellte Gattung *Araeopora,* welche später von Waagen aus den älteren permischen Schichten der Salt-Range im nordwestlichen Indien beschrieben wurde.[2]) Die Aräoporen sind Formen mit langgestreckten polygonalen Zellen und schliessen sich in ihrem Habitus ganz an die später zu besprechenden »Tabulaten« an; allein die Wandungen der einzelnen Zellen sind nicht voneinander geschieden, sondern sie bestehen aus ganz zusammenhängendem, netzförmig löcherigem Kalkgewebe, in welchem noch überdies grosse Oeffnungen vorhanden sind; die Septa sind wenig entwickelt, trabeculär, von Endothekargebilden sind Querböden vorhanden. Diese Gattung nähert sich sehr der bekannten lebenden Poritidengattung *Alveopora,* oder vielleicht noch mehr der durch Querböden ausgezeichneten *Favositipora* S. Kent,[3]) und in diesem Falle wird es in der That schwer, einen trennenden Unterschied zu finden. Ein solcher ist nur in der Art und Weise vorhanden, in welcher die Zellwände durchbrochen sind, indem, abgesehen von der netzförmigen Structur, noch grössere »Verbindungsporen« zu den Nachbarzellen hinüberführen, deren Bedeutung wir später bei Betrachtung der Tabulaten näher ins Auge fassen werden. Hier genügt es vorläufig, auszusprechen, dass bei aller Aehnlichkeit zwischen *Araeopora* einerseits und *Alveopora* und *Favositipora* andererseits doch eine wichtige Abweichung vorhanden ist.

Werfen wir einen Rückblick auf diese kritische Uebersicht der geologischen Korallen mit poröser Struktur, so finden wir, dass eine wirklich sehr nahe Verwandtschaft mit einer speciellen Form junger Perforaten in keinem Falle nachweisbar ist; wir können drei verschiedene Gruppen unterscheiden: 1. Formen, die, abgesehen von der porösen Structur, sehr entschiedene Anklänge an paläozoische Tetrakorallier oder Tabulaten zeigen; *Calostylis, Protaraea, Stylaraea.*

---

cies occuring in the British Carboniferous Rocks. Annals and Magazine of natural history, 1878, vol. I, pag. 206. — Römer, *Lethaea palaeozoica,* pag. 516.

[1]) Reuss, Zwei neue Anthozoen aus den Hallstädter Schichten. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1866, Bd. LI.

[2]) H. A. Nicholson, On the structure and affinities of the Tabulate Corals of the Palaeozoic Period. London, 1879, pag. 165. — W. Waagen, Salt-Range Fossils. I. Productus Limestone Fossils. Palaeontologia Indica, ser. XIII, pag. 837.

[3]) Vergl. oben S. 292.

2. Formen von ganz eigenthümlichem Baue, welche mit keiner andern Gattung irgendwelche Verwandtschaft zeigen; *Palaeacis, Somphophora, Heterastridium.*
3. Formen mit entschiedener Aehnlichkeit, aber sehr zweifelhafter Verwandtschaft mit jungen Perforaten; *Araeopora, Prisciturben.*

Welches die Bedeutung all' dieser Formen sei, ist heute kaum mit Sicherheit zu entscheiden; unsere thatsächlichen Kenntnisse sind für ein bestimmtes Urtheil viel zu gering; für die beiden ersten Gruppen aber muss Zugehörigkeit zu den perforaten Hexakoralliern als in sehr hohem Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden, und es lässt sich die Annahme nicht abweisen, dass Porosität des ganzen Kalkgewebes in sehr verschiedenen Abtheilungen der Korallen vorkomme. Damit aber, dass wir in der Porosität des Gewebes ebenso wie etwa in dem Auftreten von Querböden ein Merkmal sehen, das für Einreihung in eine und dieselbe Gruppe nicht unbedingt massgebend ist, damit fällt auch jeder zwingende Grund weg, *Prisciturben* und *Araeopora* zu den Perforaten zu stellen, es ist die Möglichkeit gegeben, *Prisciturben* als einen wahrscheinlich inexpleten Tetrakorallier, *Araeopora* für ein Glied der Tabulaten mit porösem Kalkgewebe zu halten.

Vom morphologischen Standpunkte aus besteht demnach kein zwingender Beweis für die Existenz von typischen Perforaten in älteren Schichten als in denjenigen der Kreideformation. Vom geologischen Standpunkte aus muss das Vorhandensein solcher von vorneherein als höchst unwahrscheinlich gelten, wie das schon mehrfach hervorgehoben wurde. Solche Erscheinungen, wie eine Intermittenz zwischen *Araeopora* und *Alveopora,* zwischen *Prisciturben* und *Turbinaria* (deren wirkliche Verwandtschaft vorausgesetzt), wären bei häufigen Meeresbewohnern einfach unverständlich.

Wir können etwas Derartiges bei Formen begreifen, deren Vorkommen überall zu den grossen Seltenheiten gehört, bei der Lücke zwischen dem Auftreten von Scorpionen, Spinnen und Tausendfüsse in der Kohlenformation einerseits und dem Tertiär andererseits, bei dem Fehlen der Säugethiere in der Kreideformation; dass aber in den zahllosen überreichen Korallbildungen, namentlich im oberen Jura, nirgends ein echter Poritide zu sehen ist, das muss als ein überaus schwerwiegendes Argument gegen die Annahme betrachtet werden, dass solche Formen damals überhaupt existirt haben. Einen weiteren Beleg für diese Auffassung würde die endgiltige Bestätigung der sehr wahrscheinlichen Ansicht von Pratz und Ortmann bilden, dass die eigentlichen Perforaten sich erst während der Juraformation aus den Microsolenen entwickelt haben.

Stellen die Perforaten eine Gruppe dar, welche erst in junger Zeit zu sehr grosser Bedeutung gelangt ist, so finden wir den entgegengesetzten Fall bei den Thamnastraeiden,[1]) welche ihre stärkste Entwicklung in mesozoischer Zeit finden,

[1]) Vergl. die mehrfach erwähnten Aufsätze von Milaschewitsch, Ortmann und Pratz.

im Tertiär schon sehr in Abnahme begriffen sind und in der Jetztwelt nur mehr wenige vereinzelte Vertreter (*Coscinaraea* und *Siderastraea*) aufzuweisen hat. Die Thamnastraeiden sind durch in die Breite sich ausdehnendes, nicht in die Höhe strebendes (acrogenes) Wachsthum, durch sehr schwache Entwicklung oder Fehlen der Kelchwandung (wenigstens bei den Colonien bildenden Formen), durch den Bau der Septa und durch das Vorhandensein von Traversen sowohl, als von Synaptikeln im Innern der Zelle ausgezeichnet. Die Septa sind meist aus einzelnen Kalkbälkchen aufgebaut, deren jedes aus einzelnen, aneinandergereihten Körnern gebildet ist, und lassen diese Zusammensetzung deutlich hervortreten (trabeculär). Die Knoten der Bälkchen berühren sich und bilden auf diese Art das blattartige Septum, in welchem daher zwischen den Knötchen zu regelmässigen Reihen angeordnete Poren auftreten. Bei manchen Gattungen, z.B. bei *Microsolena*, bleiben diese Poren zeitlebens offen, und sie bilden den Uebergang zu den Perforaten, welche, wie oben erwähnt, mit den Thamnastraeiden in innigster Beziehung stehen. Von der in Trias und Jura verbreiteten Gattung *Microsolena* führt die Gattung *Actinaraea* zu den Poriten hinüber, während die ebenfalls oberjurassischen Sippen *Haplaraea* und *Diplaraea* die nächste Beziehung zu den Eupsammiden zeigen.

Während bei denjenigen Formen, welche sich den Perforaten nähern, die Poren in den Septen offen bleiben, werden sie bei anderen sämmtlich oder theilweise durch die Ablagerung von Stereoplasma geschlossen; als ein Beispiel dieser Art mag etwa die Gattung *Cyclolithes* aus der Kreideformation gelten, welche namentlich in manchen obercretacischen Bildungen der alpinen Region sehr häufig und bezeichnend ist. Die Cyclolithen sind einzellige Korallen mit ebenflächig ausgebreiteter, mit runzliger Epithek versehener Zellwand; die dünnen, in überaus grosser Zahl (mehrere hundert) vorhandenen Septa stehen dicht gedrängt und erheben sich über der Zellwand und sind durch Synaptikeln und zahlreiche sehr feine Traversen miteinander verbunden, welche aber nur bei besonders gut erhaltenen Exemplaren zu sehen sind. An den grösseren und stärkeren Septen sind die Poren ganz geschlossen, dieselben bilden eine compacte Lamelle, die schwächeren Septa aber zeigen sich deutlich durchbohrt.

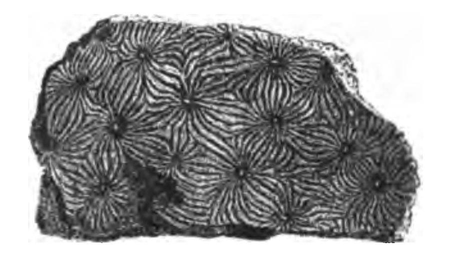


Fig. 60. *Thamnastraea robustiseptata* aus dem oberen Jura von Nattheim, nach Becker.

Eine andere hierher gehörige, durch ihre Häufigkeit und Verbreitung wie durch ihren Bau ausgezeichnete Gattung ist *Thamnastraea* (Fig. 60), welche zu den herrschenden Typen in mesozoischen Ablagerungen gehört; sie umfasst ziemlich flach ausgebreitete Colonien, deren Unterseite mit einer gemeinsamen Epithek bekleidet ist. Dagegen fehlt den ein-

zelnen Zellen die Wandung, und die Septa erstrecken sich ohne Unterbrechung aus einem Kelch in den andern. Auf den Seiten der Septa erheben sich stellenweise erhabene Körner und Leistchen, welche mit solchen des Nachbarseptums verschmelzen und dadurch eine Art von Synaptikelbildung hervorbringen können; Traversen treten spärlich auf, an den stärkeren Septen verwachsen die Poren ganz, an den schwächeren ist wenigstens ein Theil derselben offen erhalten.

Bei anderen Thamnastraeiden verschwinden die Poren ganz, und bei derjenigen Unterabtheilung derselben, welche Pratz mit dem Namen der Pseudoagaricinen belegt hat, ist endlich auch noch die Trabecularstructur der Septa nicht mehr zu erkennen, und so finden wir in der Reihe der Thamnastraeiden fortlaufende Uebergänge von der durchbohrten bis zur compacten Structur.

Unter den Hexakoralliern mit ganz compacter Structur tritt uns in erster Linie die grosse Abtheilung der Astraeiden entgegen, welche in den mesozoischen und tertiären Ablagerungen alle anderen Gruppen der Korallen an Gattungs- und Artenzahl übertrifft, und erst in den heutigen Meeren wenigstens in letzterer Beziehung den ersten Rang an die mächtig aufblühenden Perforaten verloren hat. Die Astraeiden sind durch ganz compactes Skelet, durch wohl entwickelte Zellwand, durch acrogenes Wachsthum und durch das Vorhandensein von Traversen (ohne Synaptikeln) ausgezeichnet. Die Colonien haben kein Cönenchym. Manche Gattungen bilden nur einzelne Zellen, bei anderen sind nur wenige Individuen vereinigt, es kommen auch Stöcke von lose ästiger Gestalt vor, weitaus am verbreitetsten aber sind domförmig gewölbte, massige Formen, deren eigenthümliche Gestalt man geradezu mit dem Ausdrucke »astraeoidisch« bezeichnet, ein Name, der auch beim Auftreten solcher Gebilde in anderen Abtheilungen der Korallen gebraucht wird (Fig. 61).



Fig. 61. *Heliastraea subcoronata* aus dem vicentinischen Oligocän, nach Reuss.

Die Astraeiden stehen in inniger Beziehung zu den Thamnastraeiden, bei einem Theile der letzteren werden die Septa compact, die Traversen sind ohnehin beiden Abtheilungen gemeinsam, und als Aequivalent der Synaptikeln tritt bei den Astraeen die wohlentwickelte Zellwand auf. Es fehlt auch durchaus nicht an Zwischenformen zwischen beiden, unter denen namentlich die in der oberen Trias von St. Cassian in Tirol auftretende Gattung *Omphalophyllia* Lbe. hervorzuheben ist. Nach der in neuester Zeit gegebenen schärferen Beschreibung durch Ortmann (a. a. O.) ist der Bau dieser Gattung im Allgemeinen derjenige einer Thamnastraeide mit fast compacten Sternlamellen, aber die Synaptikeln sind nur spärlich vorhanden, sie zeigen sich nur im Grunde

der Zelle und nahe der Peripherie in grösserer Zahl, und an letzterer Stelle bilden sie in Verbindung mit einer entwickelten Epithek eine compacte Wandung; Traversen sind sehr entwickelt. In diesen Merkmalen, welche von den normalen Thamnastraeiden abweichen, tritt eine entschiedene Annäherung an die Astraeiden zu Tage. Da überdies *Omphalophyllia* die ausgesprochenste habituelle Aehnlichkeit mit der mit ihr zusammen vorkommenden Astraeidengattung *Montlivaultia* zeigt, so kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit einen genetischen Zusammenhang beider und überhaupt der Thamnastraeiden mit den Astraeiden annehmen, wenn es auch vorläufig noch zweifelhaft ist, welcher Art die Beziehungen sind.

Auf eine Schilderung der überaus grossen Formenmenge der Astraeiden einzugehen, entspricht nicht dem Plane dieses Werkes, da ein tieferes Eindringen in die Verwandtschaftsverhältnisse und etwaige genetische Beziehungen der einzelnen Gattungen und kleineren Gruppen untereinander bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse nicht möglich ist. Die beiden Hauptabtheilungen, welche unterschieden werden, die Astraeinen im engeren Sinne und die Eusmilinen sind namentlich durch die Structur ihrer Septa unterschieden; bei den Astraeinen ist der trabeculäre Bau derartig angeordnet, dass die einzelnen Trabekeln, welche meist als erhabene Leistchen auf der Oberfläche der Septa sichtbar sind, senkrecht zum Oberrande der letzteren verlaufen und an ihrem Ende an diesen anstossen; jedes Trabekel bildet nun am Rande der Septa eine kleine Hervorragung, so dass der ganze Oberrand gezähnt erscheint. Bei den Eusmilinen dagegen verlaufen die Trabekeln annähernd parallel zum oberen Rande, und eine Zähnelung des letzteren fehlt daher. Für das Studium einzelner Gattungen und zur Gewinnung eines Einblickes in die grosse Formenmannigfaltigkeit müssen wir auf die systematischen Werke verweisen.

Bei der vierten grossen Hauptabtheilung der Hexakorallier, bei den Fungiden, ist die Kelchmauer wie bei den Thamnastraeiden sehr unentwickelt, Traversen fehlen ganz, somit findet keine Vorschiebung der Polypen in ihren Zellen gegen oben, also kein acrogenes Wachsthum statt; die Synaptikeln sind sehr entwickelt. Diese jüngste unter den Familien der Hexakorallier scheint in typischen Vertretern erst in der oberen Kreide vorzukommen und erreicht ihre höchste Blüthe in der Jetztwelt, wo ihr vor Allem die riesig grossen, mit zahllosen Septen ausgestatteten, ebenflächig ausgebreiteten Einzelzellen der Gattung *Fungia* u. s. w. angehören. Ueberhaupt ist ebenflächige Ausbreitung der Wandungen für die meisten Fungiden charakteristisch, und wo Colonien vorhanden sind, verfliessen häufig die einzelnen Zellen ohne scharfe Grenze ineinander, wie das auch bei den Thamnastraeen der Fall ist. Dass zwischen diesen letzteren und den Fungiden nahe genetische Verwandtschaft vorliegt, darf als sicher angesehen werden, über die Art und Weise der Verbindung aber sind wir noch im Unklaren.

Perforaten, Thamnastraeiden, Fungiden und Astraeiden bilden nach dem, was wir über dieselben erfahren haben, ein eng verbundenes Formengebiet, dessen Glieder untereinander zusammenhängen. Obwohl wir aber das Vorhandensein von Uebergängen zwischen diesen Typen sehen, ist es doch nicht möglich, die Abstammungsverhältnisse auch nur mit einiger Bestimmtheit festzustellen. Von vielen Paläontologen wird angenommen, dass die Perforaten weit in die paläozoische Zeit zurückgreifen, und von diesem Standpunkte aus sollte man diese Formen als die ursprünglichste Gruppe auffassen. Wir haben aber in ausführlicher Darlegung gezeigt, dass kein genügender Grund vorliegt, um eine wirkliche Verwandtschaft zwischen den paläozoischen Korallen mit porösem Gewebe und den perforaten Hexakoralliern anzunehmen, dass die stärkere oder schwächere Entwicklung des Stereoplasma kein Merkmal ersten Ranges darstellt, auf welches eine derartige Folgerung gegründet werden dürfte. Im Gegentheil treten die eigentlichen Perforaten in geologisch weit jüngeren Schichten auf als Thamnastraeiden und Astraeiden, während die Fungiden noch jünger sind.

Von diesem Standpunkte aus müsste man also entweder Thamnastraeiden oder Astraeiden als die Grundformen der Hexakorallier betrachten, eine Auffassung, die auch vom morphologischen Standpunkte sehr plausibel erscheint. Ortmann hat sich dafür ausgesprochen, dass die Thamnastraeen die Stammformen darstellen, und in der That lässt sich auch sehr wohl annehmen, dass aus diesen sich einerseits die Astraeiden, andererseits die Perforaten und in einem späteren Zeitpunkte die Fungiden entwickelt haben, allein mit demselben Rechte kann man auch die Astraeiden als die ursprünglicheren Typen hinstellen und die Thamnastraeiden als Durchgangsformen betrachten, welche die Verbindung der Astraeiden mit den Fungiden und Perforaten herstellen. Ja, mit der letzteren Auffassung liesse sich die Astraeenähnlichkeit mancher älterer Fungiden besser in Einklang bringen als mit der ersteren. Auch der Umstand, dass die Astraeiden den paläozoischen Tetrakoralliern, auf die man ja doch die Hexakorallier zurückführen muss, näher stehen als die Thamnastraeiden, fällt hier ins Gewicht.

Mag man aber auch danach geneigt sein, die Astraeiden für ursprünglichere Typen zu halten, so liegen doch jedenfalls für eine bestimmte Entscheidung viel zu wenig Anhaltspunkte vor, und wir müssen diese Frage, wie so manche andere, in der Schwebe lassen, bis die Korallenfauna der Trias vollständiger bekannt sein wird, als das heute der Fall ist.

Ganz unabhängig von diesen untereinander verbundenen Gruppen tritt eine Reihe anderer Hexakorallier auf, welche sich durch das Fehlen aller Arten von selbstständigen Ausfüllungsgebilden, wie Traversen, Böden, Synaptikeln, blasiges Gewebe u. s. w. auszeichnen, und bei welchen eine Einengung des Zellraumes entweder gar nicht oder nur in der Weise auftritt, dass durch Verdickung der

Wandung und der Columella der Grund der Zelle ausgefüllt wird. Diese Formen werden von einigen neueren Autoren unter dem Namen der *Oculinacea* zusammengefasst, obwohl ein strenger Beweis für die nahe Verwandtschaft der einzelnen hierher gestellten Typen wenigstens für jetzt nicht geführt werden kann. Ein sehr wichtiger Beleg für die Richtigkeit dieser Auffassung wäre allerdings geliefert, wenn sich die von Ortmann vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht bestätigte, dass bei allen Oculinaceen eine selbstständige, von den Septen unabhängige, nicht durch die Verschmelzung dieser entstandene Wandung vorhanden ist (*Euthecalia* Heider's). Allein die Zahl der Beobachtungen in dieser Beziehung ist noch viel zu gering, und wie oben erwähnt, enthalten die Beobachtungen von G. v. Koch über *Caryophyllia cyathus* sogar einen unmittelbaren Widerspruch dagegen; auch Heider betont, dass die Gruppen der *Euthecalia* und *Pseudothecalia* mit keiner der angenommenen Gruppen der Systematik zusammenfallen.[1])

Unter den Formen, welche in dieser Weise als Oculinaceen zusammengefasst werden, treten zwei wichtige Familien auf, die eigentlichen Oculiniden und die Turbinoliden. Die Oculiniden, welche im Jura erscheinen und sich von da in ziemlich gleicher, mässiger Stärke bis heute erhalten haben, zeigen stets zusammengesetzte, meist ästige Stöcke mit sehr reichlichem, compactem Cönenchym, welchem die einzelnen Zellen eingelagert sind (Fig. 62). Die Septa sind wenig zahlreich, die Zellhöhlung wird durch Verdickung der Mauer und der Columella im unteren Theile verengt oder ausgefüllt.

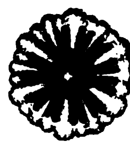



Fig. 62. *Enallohelia striata* aus dem oberen Jura, nach Becker.

Diese Formen, welche meist der Rifffauna angehören, nehmen eine ziemlich abgesonderte Stellung unter den übrigen Korallen ein und zeigen selbst bei ihrem ersten Auftreten im oberen Jura keine ausgesprochene Annäherung an irgend eine der gleichzeitig lebenden Formen, und auch unter den geologisch älteren Vorkommnissen ist keines, das mit ihnen in Beziehung zu bringen wäre.

Während die Oculiniden vorwiegend Riffbewohner sind, halten sich die Turbinoliden ganz vorwiegend in tiefem Wasser auf, ja sie sind neben den Eupsammiden überhaupt die wichtigste und verbreitetste Gruppe der Tiefseekorallen. Es gehören hierher fast nur Einzelzellen, nur sehr wenige Formen bilden Stöckchen von einigen wenigen Individuen. Kelchmauern und Wände sind sehr entwickelt und compact, von Querböden, Traversen, Synaptikeln und ähnlichen Bildungen ist keine Spur vorhanden. In der Mitte der Zelle steht ein Mittelsäulchen oder Columella, welche bei manchen (Caryophyllinen) von

[1]) Vergl. oben S. 250.

Perforaten, Thamnastraeiden, Fungiden und Astraeiden bilden nach dem, was wir über dieselben erfahren haben, ein eng verbundenes Formengebiet, dessen Glieder untereinander zusammenhängen. Obwohl wir aber das Vorhandensein von Uebergängen zwischen diesen Typen sehen, ist es doch nicht möglich, die Abstammungsverhältnisse auch nur mit einiger Bestimmtheit festzustellen. Von vielen Paläontologen wird angenommen, dass die Perforaten weit in die paläozoische Zeit zurückgreifen, und von diesem Standpunkte aus sollte man diese Formen als die ursprünglichste Gruppe auffassen. Wir haben aber in ausführlicher Darlegung gezeigt, dass kein genügender Grund vorliegt, um eine wirkliche Verwandtschaft zwischen den paläozoischen Korallen mit porösem Gewebe und den perforaten Hexakoralliern anzunehmen, dass die stärkere oder schwächere Entwicklung des Stereoplasma kein Merkmal ersten Ranges darstellt, auf welches eine derartige Folgerung gegründet werden dürfte. Im Gegentheil treten die eigentlichen Perforaten in geologisch weit jüngeren Schichten auf als Thamnastraeiden und Astraeiden, während die Fungiden noch jünger sind.

Von diesem Standpunkte aus müsste man also entweder Thamnastraeiden oder Astraeiden als die Grundformen der Hexakorallier betrachten, eine Auffassung, die auch vom morphologischen Standpunkte sehr plausibel erscheint. Ortmann hat sich dafür ausgesprochen, dass die Thamnastraeen die Stammformen darstellen, und in der That lässt sich auch sehr wohl annehmen, dass aus diesen sich einerseits die Astraeiden, andererseits die Perforaten und in einem späteren Zeitpunkte die Fungiden entwickelt haben, allein mit demselben Rechte kann man auch die Astraeiden als die ursprünglicheren Typen hinstellen und die Thamnastraeiden als Durchgangsformen betrachten, welche die Verbindung der Astraeiden mit den Fungiden und Perforaten herstellen. Ja, mit der letzteren Auffassung liesse sich die Astraeenähnlichkeit mancher älterer Fungiden besser in Einklang bringen als mit der ersteren. Auch der Umstand, dass die Astraeiden den paläozoischen Tetrakoralliern, auf die man ja doch die Hexakorallier zurückführen muss, näher stehen als die Thamnastraeiden, fällt hier ins Gewicht.

Mag man aber auch danach geneigt sein, die Astraeiden für ursprünglichere Typen zu halten, so liegen doch jedenfalls für eine bestimmte Entscheidung viel zu wenig Anhaltspunkte vor, und wir müssen diese Frage, wie so manche andere, in der Schwebe lassen, bis die Korallenfauna der Trias vollständiger bekannt sein wird, als das heute der Fall ist.

Ganz unabhängig von diesen untereinander verbundenen Gruppen tritt eine Reihe anderer Hexakorallier auf, welche sich durch das Fehlen aller Arten von selbstständigen Ausfüllungsgebilden, wie Traversen, Böden, Synaptikeln, blasiges Gewebe u. s. w. auszeichnen, und bei welchen eine Einengung des Zellraumes entweder gar nicht oder nur in der Weise auftritt, dass durch Verdickung der

Wandung und der Columella der Grund der Zelle ausgefüllt wird. Diese Formen werden von einigen neueren Autoren unter dem Namen der *Oculinacea* zusammengefasst, obwohl ein strenger Beweis für die nahe Verwandtschaft der einzelnen hierher gestellten Typen wenigstens für jetzt nicht geführt werden kann. Ein sehr wichtiger Beleg für die Richtigkeit dieser Auffassung wäre allerdings geliefert, wenn sich die von Ortmann vermuthungsweise ausgesprochene Ansicht bestätigte, dass bei allen Oculinaceen eine selbstständige, von den Septen unabhängige, nicht durch die Verschmelzung dieser entstandene Wandung vorhanden ist (*Euthecalia* Heider's). Allein die Zahl der Beobachtungen in dieser Beziehung ist noch viel zu gering, und wie oben erwähnt, enthalten die Beobachtungen von G. v. Koch über *Caryophyllia cyathus* sogar einen unmittelbaren Widerspruch dagegen; auch Heider betont, dass die Gruppen der *Euthecalia* und *Pseudothecalia* mit keiner der angenommenen Gruppen der Systematik zusammenfallen.[1])

Unter den Formen, welche in dieser Weise als Oculinaceen zusammengefasst werden, treten zwei wichtige Familien auf, die eigentlichen Oculiniden und die Turbinoliden. Die Oculiniden, welche im Jura erscheinen und sich von da in ziemlich gleicher, mässiger Stärke bis heute erhalten haben, zeigen stets zusammengesetzte, meist ästige Stöcke mit sehr reichlichem, compactem Cönenchym, welchem die einzelnen Zellen eingelagert sind (Fig. 62). Die Septa sind wenig zahlreich, die Zellhöhlung wird durch Verdickung der Mauer und der Columella im unteren Theile verengt oder ausgefüllt. Diese Formen, welche meist der Rifffauna angehören, nehmen eine ziemlich abgesonderte Stellung unter den übrigen Korallen ein und zeigen selbst bei ihrem ersten Auftreten im oberen Jura keine ausgesprochene Annäherung an irgend eine der gleichzeitig lebenden Formen, und auch unter den geologisch älteren Vorkommnissen ist keines, das mit ihnen in Beziehung zu bringen wäre.

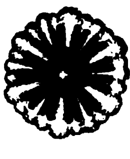



Fig. 62. *Enallohelia striata* aus dem oberen Jura, nach Becker.

Während die Oculiniden vorwiegend Riffbewohner sind, halten sich die Turbinoliden ganz vorwiegend in tiefem Wasser auf, ja sie sind neben den Eupsammiden überhaupt die wichtigste und verbreitetste Gruppe der Tiefseekorallen. Es gehören hierher fast nur Einzelzellen, nur sehr wenige Formen bilden Stöckchen von einigen wenigen Individuen. Kelchmauern und Wände sind sehr entwickelt und compact, von Querböden, Traversen, Synaptikeln und ähnlichen Bildungen ist keine Spur vorhanden. In der Mitte der Zelle steht ein Mittelsäulchen oder Columella, welche bei manchen (Caryophyllinen) von

[1]) Vergl. oben S. 250.

kleinen Pfählchen oder Pali umgeben ist; den Turbinolinen im engern Sinne fehlen diese Gebilde.

Die sehr zierlichen und mannigfaltigen Arten dieser Turbinoliden gehören seit der Jurazeit zu den sehr verbreiteten Formen, die überall in den Tiefseeablagerungen wiederkehren. Die lebenden Vertreter sind namentlich in

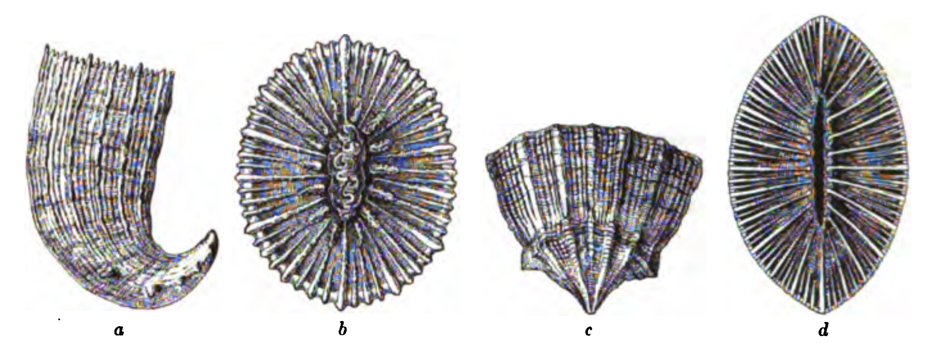


Fig. 63. *a, b Acanthocyathus Vindobonensis. c, d Flabellum Royssianum.* Beide aus dem oberen Miocän von Baden bei Wien.

neuerer Zeit durch die Challenger-Expedition in grosser Zahl bekannt geworden,[1]) und die stark in die Länge gezogenen Zellen der Flabellen, die Arten von *Trochocyathus, Acanthocyathus, Ceratotrochus, Caryophyllia, Turbinolia* kommen genau unter denselben Verhältnissen in den älteren Ablagerungen vor (Fig. 63).

Ueber die Abstammung der Turbinoliden können wir ebensowenig eine bestimmte Ansicht aussprechen wie über die Oculinen; es ist allerdings die Meinung geäussert worden, dass sie unabhängig von den anderen Hexakoralliern sich aus Tetrakoralliern, welche ein Mittelsäulchen besitzen, entwickelt haben, und es werden die paläozoischen Cyathaxoniden von Manchen als die Stammformen betrachtet, doch liegen für eine solche Annahme bis heute keine genügenden Beweise vor.

Zum Schlusse der Hexakorallier sei noch eine kleine Gruppe von Riffkorallen erwähnt, über deren verwandtschaftliche Beziehungen wir noch sehr wenig wissen, ja die man sogar zu den Alcyonariern oder zu den Hydrozoen zu stellen geneigt war, bis Verrill durch Untersuchung des Thieres die Zugehörigkeit zu den sechszähligen Korallen feststellte. Es sind das die Pocilloporiden, deren beide Gattungen *Pocillopora* und *Seriatopora* in den Riffen der Jetztzeit eine sehr bedeutende Rolle spielen, während fossil die Gattung *Pocillopora* nur ziemlich beschränkt im Tertiär auftritt. Es sind massige oder ästige Polypenstöcke mit kleinen Kelchen und wenig entwickelten Septen, die Kelchwandungen sind wohl entwickelt, die einzelnen Zellen durch Cönenchym voneinander

[1]) Moseley a. a. O.

getrennt; im Innern treten Querböden entweder stark *(Pocillopora)* oder nur schwach entwickelt *(Seriatopora)* auf. Diese Formen stehen ziemlich isolirt da; da wie bei den Oculiniden ein reichliches, compactes Cönenchym vorhanden ist, und bei *Seriatopora* die Zellen durch Verdickung der Wandungen eingeengt werden, so liegt die Annahme einer Verwandtschaft, vielleicht auch einer Abstammung von den Oculinen nahe, ohne dass aber ein Beweis beigebracht werden könnte. Für die Paläontologie haben diese fossil nur wenig vorkommenden Formen namentlich dadurch Bedeutung erlangt, dass man in ihnen die nächsten lebenden Verwandten einer Anzahl paläozoischer Gattungen aus der Abtheilung der Tabulaten, wie *Dendropora, Trachypora, Rhabdopora,* gefunden zu haben glaubte, eine Ansicht, die aber, wie unten erörtert werden soll, nach den Untersuchungen von Nicholson nicht mehr haltbar ist.

Alcyonarier.

Nächst den Tetrakoralliern und Hexakoralliern, welche unter dem Namen der Madreporarier zusammengefasst werden, sind von fossilen Vorkommnissen einige wenige Typen zu nennen, welche zu der jetzt lebenden Ordnung der Alcyonarier gehören. Die Alcyonarier sind in erster Linie dadurch ausgezeichnet, dass ihre Polypen unabänderlich acht Mesenterialfalten und dem entsprechend acht gefiederte Tentakel um den Mund tragen; ausserdem ist wenigstens ein Theil der Formen durch das Auftreten eines ausgesprochenen Dimorphismus charakterisirt, indem mit Individuen von vollständiger Entwicklung andere weniger vollkommene, rückgebildete zu einer und derselben Colonie vereinigt sind. Die Hartheile, welche bei dieser Ordnung auftreten, sind sehr verschiedener Art; sie lassen sich aber der Mehrzahl nach auf einen und denselben Typus, auf denjenigen eigenthümlich gebildeter, kalkiger Nadeln oder Spicula, zurückführen. Bei manchen liegen diese Nadeln nur innerhalb der Weichtheile ohne Zusammenhang zerstreut, und lose Stücke dieser Art sind neuerdings auch fossil in der oberen Kreide Böhmens nachgewiesen worden;[1]) bei anderen sind dieselben in irgend einer Art zu einer festen Axe vereinigt, um welche sich die Weichtheile der Colonie lagern; bei *Tubipora,* der bekannten Orgelkoralle, sind die Nadeln zu Röhren verschmolzen, in welchen die einzelnen Polypen wohnen und die den Zellen der Madreporarier entsprechen.

Fossile Reste von Alcyonariern treten uns zunächst in Form von Axenskeleten entgegen; manche von diesen sind allerdings nicht zur Erhaltung in versteinertem Zustande geeignet, indem sie ganz oder grossentheils aus organischer Substanz von hornartiger Beschaffenheit bestehen oder diese wenigstens

---

[1]) Počta, Ueber fossile Kalkelemente der Alcyoniden und Holothuriden und verwandte recente Formen. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1885, Bd. XCII, Abth. 1, S. 7.

einen sehr beträchtlichen Antheil an der Zusammensetzung nimmt. Bei anderen dagegen ist die Verkalkung eine sehr kräftige, und dann steht der Erhaltung keine Schwierigkeit entgegen; trotzdem aber gehören derartige Vorkommnisse in den älteren Ablagerungen zu den selteneren Dingen, welche keine grosse Verbreitung finden. Den bekanntesten Typus eines Axenskeletes von einem Alcyonarier aus der Jetztzeit stellt die rothe Edelkoralle *(Corallium rubrum)* dar, deren compact kalkige, baumartige Gerüste rings von dem Cönosark umgeben werden, in welchem die einzelnen Polypen stecken. Aehnlich beschaffene Reste von *Corallium* finden sich auch stellenweise im Tertiär und in jüngeren mesozoischen Bildungen. Bei anderen, z. B. bei der heute wie im Tertiär und in der Kreide auftretenden Gattung *Isis* besteht nicht die ganze Axe aus compactem Kalk, sondern diese ist aus grösseren kalkigen Stäben zusammengesetzt, welche durch kürzere hornige Partien miteinander verbunden sind. Natürlich zerfallen diese letzteren Theile beim Versteinerungsprocesse, und man findet daher in den älteren Ablagerungen nur die vereinzelten Kalkstäbe.

Einen davon wesentlich verschiedenen Typus stellt das Axenskelet der Gattung *Graphularia* dar, auf deren ziemlich weite, wenn auch überall nur sehr spärliche Verbreitung im Tertiär Branco neuerdings hingewiesen hat;[1]) die Axe stellt hier einen einfachen geraden, griffelförmigen, nach einer Seite sich verjüngenden Stab dar, welcher in seiner äusseren Erscheinung sehr lebhaft an das Rostrum bei gewissen sehr schlanken Arten der Cephalopodengattung *Belemnites* erinnert, und da überdies beiderlei Gebilde eine sehr ähnliche, zugleich radialstrahlige und concentrische Anordnung der faserigen Kalkelemente zeigen, so ist es sehr begreiflich, dass Verwechslungen vorkommen und Bruchstücke von Graphularien als Reste tertiärer Belemniten beschrieben werden konnten. Immerhin ist eine Unterscheidung auch bei Bruchstücken möglich, indem die einzelnen Kalkfasern von *Graphularia* weit breiter sind als diejenigen der Belemniten; auch sind die Graphularien wenigstens durchschnittlich erheblich schlanker als die Belemniten.[2])

Von Alcyonariercolonien mit verkalkten Zellen wurde schon die bekannte Orgelkoralle *(Tubipora)* aus den jetzigen Meeren genannt, deren Gestalt die nachstehende Abbildung zeigt (Fig. 64); die charakteristische Nadelstructur der Alcyonarier ist namentlich in den oberen, später gebildeten Theilen der Röhren unter dem Mikroskope deutlich erkennbar, während sie in den älteren Partien obliterirt ist. Die Gattung ist bis jetzt nur lebend bekannt, doch dürfte sie sich wohl auch fossil in jungen Korallenbildungen, z. B. an den Ufern des Rothen

---

[1]) Branco, Ueber einige neue Arten von *Graphularia* und über tertiäre Belemniten. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1885, Bd. XXXVII, S. 422.

[2]) Auf dieses Merkmal darf allerdings nicht viel Werth gelegt werden; so ist z. B. *Bel. Schloenbachi* aus dem Jura der Karpathen weit schlanker als *Graphularia desertorum* Zitt. aus dem Eocän der libyschen Wüste.

Meeres finden. Wir werden unten bei Besprechung der paläozoischen Tabulaten auf diese Form zurückkommen.

Bis vor wenigen Jahren galt *Tubipora* als der einzige Alcyonarier mit verkalkten Zellen; in neuerer Zeit aber hat Moseley gezeigt, dass eine verbreitete und bekannte Koralle, die eigenthümliche, intensiv blaue *Heliopora,* deren Thier man bisher nicht näher gekannt hatte, von Polypen bewohnt wird, welche die acht Mesenterialfalten und den sonstigen Bau von Alcyonariern zeigen. Diese Entdeckung war in paläontologischer Beziehung von grosser Bedeutung, nicht nur weil *Heliopora* bis in die Kreideformation zurückreicht, sondern noch weit mehr, weil die Gattung bis dahin in die grosse Abtheilung der grösstentheils fossilen und vorwiegend paläozoischen »Tabulaten« gerechnet worden war, und es schien sich daher neues Licht über die Bedeutung dieser alten Organismen verbreiten zu wollen. Inwieweit diese Erwartungen in Erfüllung gingen und die Annahme, dass die Tabulaten alle oder zum grösseren Theile Alcyonarier seien, gerechtfertigt ist, werden wir später untersuchen; für jetzt beschränken wir uns auf eine Beschreibung des Gerüstes der lebenden *Heliopora.*

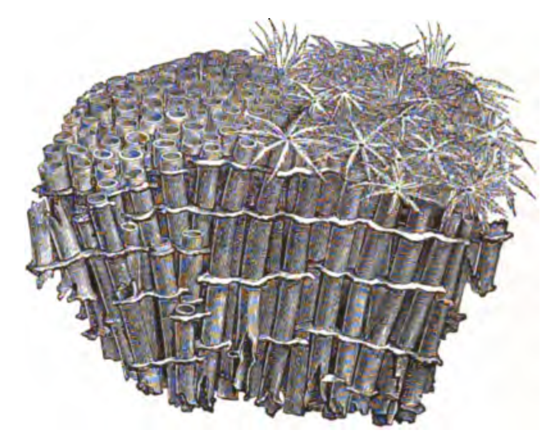


Fig. 64. *Tubipora* (Orgelkoralle), lebend, theilweise mit ausgestreckten Polypen. Nach O. Schmidt.

Stimmt auch die Organisation der Weichtheile mit den Alcyonariern überein, so zeigt doch die Bildung des Skeletes sofort eine sehr wichtige Abweichung von allen anderen lebenden Alcyonariern, indem in dem kalkigen Gefüge keine Spur der sonst so charakteristischen Nadelstructur zu erkennen ist. Die massigen, gelappten oder ästigen Colonien bestehen aus einer dem freien Auge fein porös erscheinenden Grundmasse, in welcher die zahlreichen kleinen Kelche eingebettet liegen (Fig. 65); diese letzteren sind cylindrisch, langgestreckt und mit sehr vollständigen, ziemlich weit voneinander abstehenden Querböden versehen; an den Wänden der Zellen treten zwölf oder mehr feine Längsleistchen auf, welche an sehr schwache Septa erinnern, aber nach Zahl und Lage mit den Mesenterialfalten des Thieres oder den Zwischenräumen zwischen denselben in keinerlei Beziehung stehen. Man hat diese Gebilde, welche wenigstens grossentheils durch die Stellung der anstos-

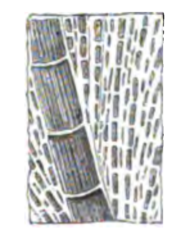


Fig. 65. Längsschnitt von *Heliopora.* Vergrössert, nach Zittel.

senden »Cönenchymröhrchen« bedingt sind, als »Pseudosepta« bezeichnet, eine ganz zweckmässige Unterscheidung, bei deren Uebertragung auf viele fossile Formen aber grosse Fehler begangen wurden, wie unten gezeigt werden wird.

Die Grundmasse, in welcher die Kelche eingebettet liegen, besteht, wie eine nähere Untersuchung lehrt, aus sehr zahlreichen, dicht aneinander gedrängten, sehr feinen Verticalröhrchen von polygonalem Querschnitt, welche gleich den Kelchen vollständige Querböden, jedoch in weit grösserer Zahl, enthalten. Man hat diese aus feinen Röhren bestehende Grundmasse als Cönenchym bezeichnet, doch ist deren Zusammensetzung und Beschaffenheit von dem, was man bei anderen Korallen unter dem Namen Cönenchym versteht, so wesentlich verschieden, dass ich mich zu der Verwendung dieses allerdings sehr bequemen Ausdruckes bei den Helioporen nicht entschliessen kann; von Manchen wurde die Bezeichnung »falsches Cönenchym« benützt. Nach der ziemlich wahrscheinlichen Annahme von Moseley sind auch die feinen Röhrchen des falschen Cönenchyms von ganz kleinen und sehr stark rückgebildeten Individuen bewohnt, welche im Gegensatze zu den die grösseren Zellen bewohnenden »Autozoidien« als »Siphonozoidien« bezeichnet werden.[1])

Sehr eigenthümlich ist die Art, in welcher die Neubildung sowohl der grösseren Zellen als der feinen Röhren vor sich geht; ein Theil der letzteren, und zwar wohl die Mehrzahl derselben, entsteht durch Knospung aus den Kelchrändern der grösseren Zellen, ausserdem aber findet auch eine Vermehrung durch Zwischenknospung zwischen den einzelnen Röhren statt, und endlich muss auch nach den durch G. v. Koch beschriebenen Schliffen (a. a. O., Taf. 42) das allerdings spärliche Auftreten von Theilung angenommen werden. Die Neubildung der grösseren Zellen geht in der Weise vor sich, dass eine Anzahl von Röhren des falschen Cönenchyms sich zu einer Zelle vereinigt (sogenannte Cönenchymknospung). Es ist das natürlich nur die äussere Erscheinung, wie sie sich in den Harttheilen zu erkennen gibt; in welcher Weise die Knospung vor sich geht, könnte nur durch sehr schwierige Untersuchungen an den Weichtheilen nachgewiesen werden. In Wirklichkeit ist dies noch durchaus unbekannt; es sind vorläufig Vermuthungen möglich, auf welche wir, wie auf die Bedeutung von *Heliopora* für die Beurtheilung zahlreicher fossiler Formen, später bei Besprechung der Tabulaten zurückkommen werden.

Tabulaten.

Zum Schlusse der Betrachtung der Korallen gelangen wir zu einer grossen Gruppe von Formen, die wir mit dem Namen der Tabulaten bezeichnen, und

---

[1]) Vergl. namentlich: Moseley, Report on certain Hydroid, Alcyonarian and Madreporarian Corals procured during the voyage of H. M. S. Challenger. Report on the scientific results of H. M. S. Challenger, Zoology, vol. II. — G. v. Koch, Die ungeschlechtliche Vermehrung einiger paläozoischen Korallen. Palaeontographica, 1883, Bd. XXIX.

deren Deutung zu den schwierigsten und am meisten bestrittenen Fragen gehört. Die Abtheilung der Tabulaten wurde von Milne-Edwards und Haime für Colonien gegründet, deren Zellen meist sehr langgestreckt und röhrenförmig sind, und in deren Innern ausgezeichnet entwickelte Querböden in bedeutender Zahl auftreten. Die Septa bilden nur in seltenen Ausnahmsfällen wohlentwickelte Lamellen, für welche die Zwölfzahl vorherrscht, in der Regel sind dieselben nur durch schwach erhabene Leisten oder Reihen von Dornen angedeutet, oder sie fehlen auch ganz. Die Hauptmasse der Tabulaten in diesem Sinne ist in den paläozoischen Ablagerungen, in mesozoischen Schichten sind ihrer nur wenige vorhanden, in der neueren Zeit aber tritt wieder eine grössere Menge von Gattungen auf, welche der Diagnose der Tabulaten entsprechen. Von paläozoischen Formen wurden die grossen Familien der Favositiden, der Chätetiden, der Halysitiden, der Heliolithen, der Monticuliporen und ihre mannigfachen Verwandten hierhergerechnet, welchen einige Nachzügler in mesozoischen Schichten folgen; in jüngeren Zeiten begegnen uns dann die Milleporen, die Helioporen, die Tubiporen, die Favositiporen, die Pocilloporen und ihre Verwandten.[1])

Wenn aber auch in dem Vorhandensein der Böden und in der schwachen Entwicklung der Septa Uebereinstimmung zwischen diesen Formen herrscht, so ergab es sich doch, dass in diesen Merkmalen kein Beweis für wirkliche Ver-

---

[1]) Ausser den Fundamentalwerken von Milne-Edwards und Haime vergl. für die Tabulaten namentlich folgende Literatur: L. Agassiz, Contributions to the Natural History of the United States, vol. III, 1861. — Verrill, On the Affinities of Palaeozoic Tabulate Corals with existing species. American Journal, 1872, vol. III, pag. 187. — Verrill, On the Zoological Affinities of Tabulate Corals. Proceed. Amer. Assoc., 1867. — Sav. Kent, On an existing Coral closely allied to the palaeozoic Genus Favosites, with remarks on Affinities of the Tabulata. Annals and Magazine of natural history, 1870, vol. VI. — Duncan, Third Report on the British Fossil Corals. Brit. Assoc., 1871, vol. XLIII, pag. 116. — Lindström, On the Affinities of Anthozoa Tabulata. Annals and Magazine of natural history, 1876, vol. XVIII, pag. 1. — Rominger, Observations on Chaetetes and some related Genera in regard to their Systematic Position, with an appended description of new species. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1866, pag. 113. — Rominger, Geological Survey of Michigan, vol. III, Part 2. Palaeontology, Corals, 1876. — Dybowski, Die Chätetiden der ostbaltischen Silurformation. Petersburg 1877. — Nicholson, On the Structure and Affinities of the Tabulate Corals of the Palaeozoic Period. London 1879. — Nicholson, On the Structure and Affinities of the Genus *Monticulipora* and its Subgenera. London 1881. — Römer, Lethaea palaeozoica, Heft 2, Stuttgart 1883. — Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. VI, Korallen. Stuttgart 1879. — Moseley, Report on certain Hydroid, Alcyonarian and Madreporarian Corals procured during the voyage of H. M. S. Challenger. Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, vol. II, 1881. — Nicholson and Foord, On the Genus *Fistulipora* M'Coy, with description of several Species. Annals and Magazine of natural history, 1885, vol. XVI, pag. 496 ff. — Waagen and Wentzel, Salt-Range Fossils. I. Productus Limestone, Nr. 6, Coelenterata. Palaeontologia Indica, ser. XIII, 1886.

wandtschaft gegeben ist, und dass die Tabulaten in ihrer ursprünglichen Fassung keine natürliche Abtheilung darstellen; im Gegentheil zeigte es sich durch die Untersuchung der Weichtheile der lebenden Formen, dass diese gar keine wirkliche Verwandtschaft untereinander besitzen, sondern den allerverschiedensten Gruppen angehören. In erster Linie zeigte L. Agassiz, dass *Millepora* überhaupt nicht zu den Korallen gehört, sondern zu den Hydrozoen (vergl. unten), und es schien daher eine Zeit lang, als ob alle Tabulaten oder wenigstens ein sehr grosser Theil derselben ebenfalls dorthin gestellt werden müsste; *Pocillopora* und *Seriatopora* erwiesen sich bald darauf als echte Hexakorallier mit compacter Structur, welche ihre Stellung in der Nähe der Oculinen finden; in *Favositipora* erschien eine mit *Alveopora* verwandte Perforatenform aus der Familie der Poritiden, welche mit Querböden versehen ist, und für *Heliopora* ergaben die Untersuchungen von Moseley, dass sie gleich den Tubiporen oder Orgelkorallen unter die Alcyonarier gehört (vergl. oben S. 305).

Damit war dargethan, dass das Vorhandensein langer Röhrenzellen, sehr entwickelter Querböden und rudimentärer Septa gar nichts für wirkliche Zusammengehörigkeit beweist: diese Merkmale kommen bei den verschiedensten Cnidariern vor, ja selbst bei den so überaus verschiedenen Bryozoen oder Mooskorallen unter den Molluscoiden treten vereinzelt analoge Bildungen auf. Es kam nun darauf an, diese an der lebenden Thierwelt gewonnenen Ergebnisse bei der Beurtheilung der fossilen Vorkommnisse zur Anwendung zu bringen und die naturgemässen Folgerungen zu ziehen. Das hatte keine Schwierigkeit, soweit es sich um die geologisch jungen Formen, namentlich aus dem Tertiär, handelte, sie konnten leicht in die bisher besprochenen Abtheilungen eingereiht werden. In Jura und Kreide kommen Tabulatentypen nur wenig vor, die überaus zahlreichen paläozoischen Vertreter aber und die wenigen sich diesen anschliessenden triadischen Arten dagegen bilden vorläufig noch ein vollständiges Räthsel. Die verschiedenen Deutungen derselben und das Ergebniss, welches nach dem heutigen Zustande unseres Wissens als das wahrscheinlichste bezeichnet werden darf, sollen für den Augenblick nicht näher besprochen werden, wir wenden uns vor Allem zu einem Ueberblicke der wichtigsten geologisch älteren Formen.

Die wichtigsten und verbreitetsten Vertreter der paläozoischen Tabulaten sind die Favositiden, Colonien aus mehr oder weniger langgestreckten, meist polygonalen Zellen zusammengesetzt, deren Wandungen sich ohne Zwischenlagerung von Cönenchym unmittelbar aneinanderlegen; die Wandungen der Zellen verschmelzen nicht miteinander und sind von grossen Wandporen durchbrochen, mittelst derer die einzelnen Zellen untereinander in Verbindung stehen. Die Gattung *Favosites* selbst, mit ihren schlanken Zellen und zahlreichen vollständigen, ebenen Querböden, entbehrt der Septa entweder ganz oder diese sind nur durch Längsreihen von Körnern oder Dornen angedeutet. Die ungeschlecht-

liche Vermehrung geschieht durch intercalycinale Knospung und durch Theilung. Es ist das die artenreichste und verbreitetste Tabulatensippe in den silurischen und devonischen Ablagerungen (Fig. 66).

Bei anderen Favositiden, bei den Gattungen *Pachypora, Trachypora, Dendropora* u. s. w., erfolgt im Verlaufe des Wachsthums eine mächtige Verdickung der Zellwandungen durch von innen her abgelagerte Kalkmasse; die Kelchöffnungen sind in Folge dessen durch erhebliche Zwischenräume voneinander getrennt, und es hat den Anschein, als lägen dieselben in eine gemeinsame Kalkmasse, in ein Cönenchym eingebettet; dadurch erinnern dieselben äusserlich an die lebenden Hexakoralliergattungen *Pocillopora* und *Seriatopora,* und in der That hat man die genannten paläozoischen Formen mit diesen in engste Verbindung zu bringen gesucht. Allein die nähere mikroskopische Untersuchung der fraglichen Typen durch Nicholson ergab, dass wirklich nur verdickte Wände vorliegen, ausserdem sind deutliche Wandporen vorhanden, und es kann daher von keiner wirklichen Verwandtschaft mit *Pocillopora* die Rede sein.

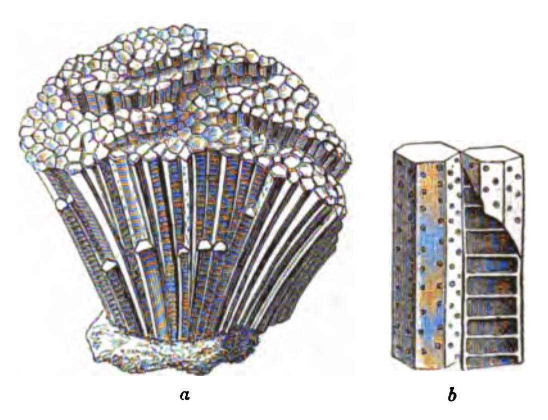


Fig. 66. *Favosites gotlandicus*[1]) aus dem oberen Silur. *a* Ganze Colonie in natürlicher Grösse, nach Zittel. *b* Zwei Zellen, vergrössert, nach Nicholson.

Von den zahlreichen anderen Gattungen, welche hierher gehören, mögen noch *Michelinia* und *Pleurodictyum* genannt werden; die im Devon und Carbon verbreitete Sippe *Michelinia* hat kurze, verhältnissmässig sehr breite Zellen von polygonalem Umriss und scharfrandiger Beschaffenheit. Die Unterseite ist mit runzeliger Epithek bekleidet. Die Querböden sind zahlreich, nach oben convex und so angeordnet, dass sie meist von einer Wand ausgehend die gegenüberliegende nicht erreichen, sondern sich auf den vorhergehenden Boden auflegen, so dass ein lockeres blasiges Gewebe erzeugt wird. Man hat darin eine Verwandtschaft mit der früher erwähnten Tetrakoralliergattung *Cystiphyllum* und deren Verwandten erkennen wollen, doch handelt es sich hier nur um eine äussere Aehnlichkeit, an wirkliche Verwandtschaft darf wohl in Folge der den Tetrakoralliern durchaus fremden Wandporen nicht gedacht werden; wollte man

[1]) Der gewöhnliche Sprachgebrauch in paläontologischen Werken, *Favosites* als Femininum zu behandeln, ist eben so ungerechtfertigt als barbarisch.

Michelinia zu dieser Gruppe stellen, so müsste dasselbe auch mit allen anderen Favositiden geschehen.

Mit *Michelinia* ist die Gattung *Pleurodictyum* sehr nahe verwandt, ja diese unterscheidet sich nur durch ziemlich geringfügige Merkmale; das Fehlen einer Wölbung der Böden, die übrigens bei manchen Arten kaum angedeutet zu sein scheinen, ferner geringe Grösse und regelmässig kreisförmige oder elliptische Gestalt der Colonien können allein als Unterschiede genannt werden. Wahrscheinlich hätte man sich nur schwer zur Aufstellung der Gattung *Michelinia* entschlossen, wenn schon damals klar gewesen wäre, wie nahe verwandt diese Formen den Pleurodictyen sind. Dass dies nicht von Anfang an erkannt wurde, ist in dem eigenthümlichen Erhaltungszustande begründet, in welchem die letztere Gattung und namentlich ihr verbreitetster und am längsten bekannter Vertreter, das *Pl. problematicum* (Fig. 67) aus dem unteren Devon der Rheinlande, vorzukommen pflegt. Hier ist eine Steinkernbildung sehr vollständiger Art vorhanden, deren Verständniss vor Allem durch den Vergleich mit dem in normaler Erhaltung vorkommenden *Pl. stylophorum* aus Amerika erleichtert wird. Hier ist die Unterseite flach, von einer wohl entwickelten kalkigen Epithek bedeckt und an einem fremden Körper, einem Crinoidenstiel oder etwas Derartigem, angewachsen. Ueber der Epithek erheben sich die kurzen breiten Zellen, welche im unteren Theile mit Böden versehen und durch grosse Wandporen miteinander verbunden sind. Bei der europäischen Form aus der Coblenzer Grauwacke, welche durch elliptischen Querschnitt der Zellen ausgezeichnet ist, sehen wir den Steinkern, d. h. die Ausfüllung der Hohlräume durch Gesteinsmasse; die Kelche der Zellen erscheinen als erhabene Zapfen, die durch Zwischenräume, entsprechend der Dicke der zerstörten Wandungen, voneinander getrennt sind, während die Gesteinsausfüllung der groben Wandporen in Form kräftig fadenförmiger Stäbchen auftritt, die von einer Zellausfüllung zur andern reichen.



Fig. 67. *Pleurodictyum problematicum* aus rheinischem Unterdevon, nach Goldfuss.

Besonders merkwürdig ist der eigenthümlich gekrümmte »wurmförmige Körper«, der nicht nur bei fast allen Exemplaren unserer europäischen *Pleurodictyum*-Arten, sondern auch bei ihrem amerikanischen Verwandten auftritt. Es ist das eine meist S-förmig gebogene kalkige Röhre, welche im unteren Theile der Colonien nahe über dem Boden zwischen den einzelnen Zellen liegt, und den

Gehäusen gewisser Gliederwürmer aus der Gattung *Serpula* gleicht. In der That wird auch jetzt allgemein angenommen, dass es sich um eine wirkliche Wurmröhre handle, die als fremder Körper in dem *Pleurodictyum*-Stocke liegt, und diese Ansicht ist sehr wahrscheinlich, da wir die wirkliche Zugehörigkeit der Röhre zu dem Korallenstocke mit der Organisation der Cölenteraten in keiner Weise in Einklang bringen können.

Immerhin ist an dem Auftreten des »wurmförmigen Körpers« noch manches nicht vollständig klar; man hat zuerst angenommen, dass auf demselben sich die *Pleurodictyum*-Colonie angeheftet habe, dass er als Basis diene, allein nach den Untersuchungen Nicholson's an dem vollständig erhaltenen *Pl. stylophorum* ist das nicht möglich, indem hier die Röhre oberhalb der Epithek liegt und diese letztere auf ihrer Unterseite in grösster Deutlichkeit die Anheftungsstelle an einem andern Fremdkörper zeigt. Ebensowenig kann es sich um einen Parasiten handeln, der sich von aussen in die fertige Colonie eingebohrt hat und nun im Innern dieser lebte, weil die Röhre zwischen den Zellen liegt und niemals eine derselben durchdringt und verletzt. Am wahrscheinlichsten ist es, dass es sich um eine Art von Commensalismus handelt, in der Art, dass der noch kleine Gliederwurm sich zwischen den ersten Zellen des noch jungen Polypenstockes festsetzte und dann in dem Maasse, als dieser anwuchs, seine Röhre nach aussen baute. Das ausserordentlich regelmässige Zusammenvorkommen beider so verschiedenen Thiere ist zwar eine auffallende Erscheinung, aber doch durchaus keine alleinstehende Thatsache, und wir kennen in der Jetztwelt verschiedene ganz ähnliche regelmässige Vergesellschaftungen von verschiedenen Geschöpfen, von Actinien und Krabben, von Würmern und Korallen u. s. w. So enthält z. B. jedes Exemplar der lebenden Koralle *Heterocyathus Michelini* und ihrer Verwandten in seinem Innern einen Wurm aus der Abtheilung der Sipunculiden; dasselbe ist bei mehreren Arten der Gattung *Heteropsammia* der Fall, und selbst bei fossilen Formen der letzteren Sippe kann man noch die Höhlung nachweisen, in welcher der Wurm lebte.[1])

An die Favositiden schliesst Nicholson die Syringoporiden, vermuthlich mit Recht, als eine nahe verwandte Familie an, trotz der auffallenden Verschiedenheit beider in der äusseren Erscheinung; es gehören hierher Formen mit langgestreckten, unregelmässig cylindrischen, röhrenförmigen Zellen, welche, ohne einander zu berühren, zu Bündeln angeordnet sind; die Verbindung zwischen den einzelnen Zellen wird durch Querröhren hergestellt, welche an ihren beiden Enden mit je einer der Verticalröhren in offener Verbindung stehen. Die Böden zeigen eine ausnahmsweise Bildung, indem sie trichterförmig nach

---

[1]) C. Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere, Bd. II, S. 165, Leipzig 1880.

abwärts gerichtet sind.[1]) So grundverschieden eine solche Syringoporencolonie in ihrer äusseren Tracht von einem Favositen scheinen mag, so sind doch nahe Beziehungen zwischen beiden vorhanden; denken wir uns die dicht aneinander liegenden Zellen eines Favositen auseinander gezogen, so werden naturgemäss aus den Wandporen Querröhren werden, wie wir sie bei *Syringopora* finden.

Der erste Anfang einer Syringoporencolonie besteht aus kriechenden, stolonenartigen Röhren, welche sich erst später senkrecht aufrichten und nun die typische Gestalt erhalten; in diesem ersten Jugendstadium sind die Syringoporen nicht von gewissen kleinen kriechenden Korallen zu unterscheiden, welche mit dem Namen *Aulopora* belegt worden sind; da man an diesen Auloporen in der Regel keine Querböden sieht, so waren sie von Milne-Edwards und Haime von den Tabulaten getrennt und mit der nahe verwandten Gattung *Cladochonus* zu Typen einer ganz selbstständigen Korallenordnung der »Tubulosen« erhoben worden. Die grosse Aehnlichkeit dieser Auloporen mit manchen Tabulaten hat schon seit längerer Zeit zu einer Abweichung von dieser Auffassung und zur Einreihung bei den Tabulaten geführt, und die Richtigkeit dieser Ansicht wurde endgiltig festgestellt, als Nicholson bei einzelnen Arten von *Aulopora* das Vorhandensein regelmässiger Querböden nachwies. Man ging sogar so weit, die sämmtlichen Auloporen nur als junge Syringoporen zu betrachten, eine Ansicht, die aber von Nicholson mit guten Gründen bekämpft wird.

Syringopora kommt häufig im oberen Silur, im Devon und in der Kohlenformation vor; *Aulopora* hat dieselbe geologische Verbreitung.

Schon früh fiel den Paläontologen eine merkwürdige äussere Aehnlichkeit zwischen den paläozoischen Syringoporen und der bekannten, in den heissen Meeren der Jetztzeit lebenden Orgelkoralle *(Tubipora)* auf; auch hier sind die cylindrischen Zellen durch Zwischenräume voneinander getrennt; die Verbindung zwischen denselben erfolgt aber nicht durch Querröhren, sondern durch horizontale Böden, welche in gewissen Abständen quer durch die ganze Colonie hindurchgehen und in denen die Röhren stecken, eine Erscheinung, die sich in wenigstens einigermassen ähnlicher Weise bei der paläozoischen Tabulatengattung *Lyellia* wiederholt. Von einer Reihe von Paläontologen und

---

[1]) Eine beiläufige Erwähnung als Bindeglied zwischen Favositiden und Syringoporen verdient die Gattung *Roemeria* M.-E. et H. und namentlich *Syringolithes* Hinde aus dem oberen Silur von Nordamerika. Die äussere Form der dicht aneinanderliegenden Zellen letzterer Sippe, sowie die Wandporen sind wie bei einem Favositen, während die trichterförmigen Böden an *Syringopora* erinnern. Hier kommt aber noch eine andere Eigenthümlichkeit hinzu: die Trichterböden von *Syringolithes* stecken ineinander und sind in der Mitte offen, so dass im Centrum der Zelle eine offene Röhre bis zum Boden hinabreicht. Diese sonderbare Erscheinung ist um so bemerkenswerther, als etwas ähnlich gestaltete Trichterböden bei der lebenden Gattung *Tubipora* vorkommen. Auch *Roemeria* zeigt ein ähnliches Verhalten.

Zoologen wird in bestimmtester Weise die Ansicht vertreten, dass es sich hier um wirkliche Verwandtschaft handelt (Moseley, Hickson), während sie von anderer Seite aufs Entschiedenste bestritten wird (F. Römer, Nicholson).[1] Für die erstere Ansicht lässt sich, abgesehen von der äusseren Aehnlichkeit, anführen, dass in den äusseren Querböden von *Tubipora,* welche die einzelnen Zellen verbinden, Canäle von Röhre zu Röhre verlaufen, eine Erscheinung, welche in ganz überraschender Weise an *Syringopora* mahnt. Ausserdem treten bei *Tubipora* innere Böden von meist trichterförmiger Gestalt auf, welche sehr an diejenigen von *Syringopora* und noch mehr von *Syringolithes* erinnern, mehr als an diejenigen irgend einer andern Korallenform. Allerdings ist das Auftreten dieser inneren Böden bei *Tubipora* sehr unregelmässig, manchen Colonien fehlen dieselben ganz, bei anderen finden sie sich nur in einzelnen, bei wieder anderen in der Mehrzahl der Röhren, allein diese Unbeständigkeit ändert nichts an der Bedeutung der Erscheinung, man braucht *Tubipora* nur als eine Form zu betrachten, bei welcher die Tabulae rudimentär zu werden im Begriffe stehen.

Die Annahme, dass *Syringopora* mit *Tubipora* verwandt ist, hat grosse Tragweite, sie schliesst als naturgemässe Folgerung in sich, dass die erstere Gattung und mit ihr alle Favositiden zu den Alcyonariern mit ihren acht Mesenterialfalten und acht gefiederten Tentakeln gehören. Unter diesen Umständen musste die geschilderte Auffassung scharfer Kritik unterworfen werden, und in der That fehlt es auch nicht an Argumenten gegen dieselbe. In erster Linie ist nach Nicholson die mikroskopische Structur von *Tubipora* von derjenigen von *Syringopora* wesentlich verschieden, indem bei ersterer Gattung die Zusammensetzung des Gerüstes aus den typischen Kalknadeln der Alcyonarier unter dem Mikroskope deutlich sichtbar ist und überdies das ganze Sklerenchym von feinen, aber unzweifelhaft vorhandenen Poren durchsetzt ist, während bei *Syringopora* nichts solches vorkommt. Allerdings wendet Hickson dagegen ein, dass auch bei *Tubipora* nur bei den später gebildeten Theilen der Colonie diese Structurverhältnisse klar hervortreten, an den älteren Partien dagegen obliteriren, und dass man daher nur anzunehmen brauche, dass bei den Syringoporen diese Obliteration rascher vor sich gegangen sei; es lässt sich wohl noch beifügen, dass wir jetzt in der lebenden *Heliopora* nach den Untersuchungen

---

[1]) Ausser den schon angeführten Werken von Moseley, Nicholson und Römer vergl.: Nicholson, On the Structure of the Skeleton of *Tubipora musica* and on the Relation of the Genus Tubipora to Syringopora. Proc. Edinb. Roy. Soc., 1880/81, pag. 219. — Hickson, The Structure and Relations of Tubipora. Quart. Journ. Microsc. Soc., 1883, vol. XXIII, pag. 556. — Nicholson, Note on the Structure of the Skeleton in the Genera *Corallium, Tubipora* and *Syringopora.* Annals and Magazine of natural history, 1884, vol. XIII, pag. 29. — Vergl. ferner: C. Stewart, On a New Species of *Stylaster,* with a note on *Tubipora.* Quart. Journ. Microsc. Soc., 1879, vol. XIX (nach der Angabe von Moseley).

von Moseley ein mit verkalkten Zellen versehenes Alcyonarierskelet ohne Nadelstructur und Poren kennen, allein all das sind doch nur Nothbehelfe, sie ändern nichts an der Thatsache, dass der Aehnlichkeit zwischen *Tubipora* und *Syringopora* in der äusseren Form vollständige Verschiedenheit in der feineren Struktur gegenübersteht. Gegen den Versuch, auch die Favositen mit den Alcyonariern in Zusammenhang zu bringen, spricht überdies die bisweilen ziemlich starke Entwicklung von zwölf Reihen von Septaldornen bei den ersteren, welche man nicht wohl als Pseudosepta bezeichnen kann und auch die Art der ungeschlechtlichen Vermehrung bei den Favositen ist damit schwer vereinbar. Von einem wirklichen Beweise für die Zugehörigkeit von *Syringopora* und den Favositiden zu den Alcyonariern kann unter diesen Umständen keine Rede sein, zumal das geologische Vorkommen entschieden dagegen spricht; eine entfernte Möglichkeit kann vielleicht für den Augenblick nicht in Abrede gestellt werden; wir werden auf diese Frage und überhaupt auf die Beziehungen der Alcyonarier zu den Tabulaten nochmals zurückkommen, wenn wir weitere Thatsachen in dieser Richtung kennen gelernt haben werden.

Der eben besprochenen Ansicht steht eine andere scharf gegenüber, welche die Favositiden zu den Perforaten unter den Hexakoralliern stellt und namentlich deren enge Verwandtschaft zu *Porites* und *Alveopora* hervorhebt; diese Auffassung wurde schon vor vielen Jahren von Dana in seinem grossen Werke über Korallen begründet, blieb aber lange Zeit hindurch fast unbeachtet, bis sie neuerdings von Verrill wieder mit Nachdruck vertreten und von Lindström, Nicholson, Waagen und Zittel angenommen wurde. Beiden Abtheilungen kommt gemeinsam zu das Vorhandensein von Wandporen, welche von einer Zelle zur andern führen, und auf dieses Merkmal wird weitaus das meiste Gewicht gelegt; auch langgestreckte Zellröhren und Querböden, wie bei den Tabulaten, kommen bei manchen jungen Perforaten, namentlich bei *Alveopora (Favositipora),* vor, und auch für die Septaldornen der Favositen lassen sich Analoga bei den Poritiden finden. Immerhin darf auf diese letzteren Merkmale kein grosses Gewicht gelegt werden, von durchgreifender Bedeutung könnte nur die Porosität der Zellwände sein. Vergleichen wir aber die Wandung eines Favositiden mit derjenigen einer typischen Perforaten, so finden wir, dass zwischen beiden durchgreifende Unterschiede der schwerwiegendsten Art vorhanden sind. Bei den geologisch jungen Perforaten herrscht durchgehends trabeculärer Bau, und die Poren entstehen durch unvollkommene Verschmelzung der Trabekeln. Ganz anders verhält sich dagegen die Wandung der Favositen; sie besteht aus einer homogenen und compacten Kalklamelle, und diese wird von meist runden Oeffnungen durchbrochen, die mit dem Aufbaue aus trabeculären Elementen in gar keinem Zusammenhang stehen, ja nach Waagen sogar bisweilen eine eigene Wandung haben. Unter diesen Umständen mögen die Poren von Favositen und Perforaten dieselbe physiologische Bedeutung

besitzen, morphologisch haben sie gar nichts miteinander zu thun; sie sind so vollständig von einander verschiedene Gebilde, dass es ganz unzulässig ist, auf diese Erscheinung die Vermuthung des Vorhandenseins einer näheren Verwandtschaft zu gründen; auch Dinge wie die äussere Aehnlichkeit von *Favosites* mit *Favositipora* können natürlich nicht als entscheidend in Betracht kommen.

Allerdings existirt in paläozoischen Ablagerungen eine sehr merkwürdige Form, welche sich den Perforaten weit mehr nähert, als das mit den typischen Favositen der Fall ist; es ist dies die oben schon besprochene Gattung *Araeopora*, welche von Etheridge und Nicholson beschrieben worden ist, und an welcher von Waagen und Wentzel neben den grossen Wandporen noch feinschwammige Structur der ganzen Wandungen nachgewiesen wurde. Wohl wird dadurch die Aehnlichkeit mit der recenten *Alveopora* und *Favositipora* eine auffallende, aber trotzdem ist auch hier ein wichtiger und durchgreifender Unterschied vorhanden; die grossen Wandporen von *Araeopora* sind nämlich wie die der Favositen von der feineren Structur der Wandung und etwaigen trabeculären Elementen ganz unabhängig, diese Oeffnungen sind daher denjenigen von *Alveopora* nicht homolog, und es ist daher trotz aller äusseren Uebereinstimmung mit den jungen Perforaten ein hinreichender Grund für die Unterbringung von *Araeopora* bei dieser Abtheilung nicht vorhanden. Wir müssen *Araeopora* als eine Nebenform mit schwammigem Wandbaue betrachten, welche sich zu den Favositen ähnlich verhält wie *Calostylis* zu den Cyathophylliden.

Das Ergebniss dieser Betrachtung ist demnach, dass die Favositiden eine selbstständige paläozoische Gruppe bilden, die wir mit keiner der späteren Abtheilungen der Korallen auch nur mit einiger Wahrscheinlichkeit in Verbindung bringen können.

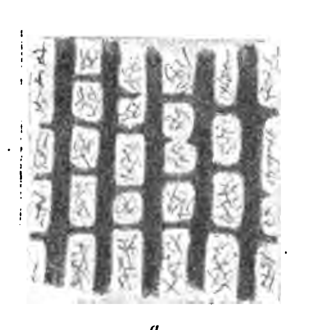
In dem Vorhandensein von Wandporen liegt ein Merkmal vor, welches die Favositen und ihre Verwandten von den übrigen paläozoischen Tabulaten trennt; allerdings muss es noch als sehr zweifelhaft erscheinen, ob dieser Charakter ein wirklich durchgreifender ist, und namentlich für manche sehr kleinzellige Formen, wie *Tetradium*[1]) und *Monticulipora,* kann man nur sagen, dass Wandporen nicht beobachtet worden sind, dass aber bei der Kleinheit und dem Erhaltungszustande der Objecte das Fehlen derselben nicht behauptet werden kann. Wir haben schon mehrfach Thatsachen kennen gelernt, welche darauf hinweisen, dass die Porosität der Wandungen kein so unbedingt wichtiges Merkmal darstellt als man häufig annimmt, und auch hier zeigen sich manche Erscheinungen, welche zu demselben Ergebnisse führen und gegen die Ansicht sprechen, dass die Favositiden eine von allen anderen paläozoischen Tabulaten scharf geschiedene und mit ihnen nicht näher verwandte Gruppe darstellen. So stimmt die Gattung *Nyctipora,* welche ihrer Wandporen wegen zu

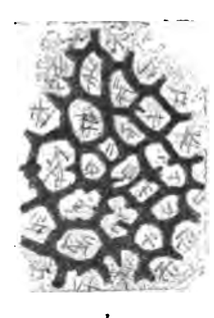
---

[1]) Nicholson, Tabulata (vergl. oben) pag. 232.

den Favositiden gestellt wird, abgesehen von diesem einen Merkmale, sehr nahe mit der porenlosen Gattung *Columnaria* überein. Ferner erwähnt Nicholson, dass in den Wenlockkalken von Dudley in England eine Koralle vorkömmt, welche, abgesehen von dem Vorhandensein von Wandporen, ganz mit *Monticulipora* übereinstimmt, und *Fistulipora* oder *Favosites Canadensis* verbindet die Wandporen eines Favositen mit den sonstigen Merkmalen einer *Fistulipora*[1]) (vergl. unten). Ferner stimmen, wie namentlich Waagen neuerlich hervorgehoben hat, die Monticuliporen in den bedeutsamen Vorgängen der ungeschlechtlichen Vermehrung ganz mit den Favositen überein,[2]) und wir dürfen eine nahe Verwandtschaft dieser letzteren mit gewissen Tabulaten ohne Wandporen als in sehr hohem Grade wahrscheinlich betrachten.

Unter diesen Tabulaten ohne Kelchporen tritt uns in erster Linie die Gattung *Chaetetes,* der Vertreter der Chaetetiden, entgegen, eine Form, die namentlich in der Kohlenformation von Europa und Nordamerika auftritt; ein vereinzelter und verspäteter Nachzügler ist noch aus dem Jura der Südalpen durch die Untersuchungen von Haug bekannt geworden,[3]) und eine verwandte Form scheint im oberen Jura von Japan sehr verbreitet; die typische Art ist der bekannte *Chaetetes radians* aus dem russischen Kohlenkalke. In der äusseren Erscheinung gleichen die Chaeteten einem Favositen mit sehr feinen und im Verhältnisse zur geringen Dicke ausserordentlich langgestreckten Zellen; Septen und Wandporen fehlen; die Wandungen der aneinander stossenden Zellen sind vollständig miteinander verschmolzen, so dass man auch im Dünnschliffe unter dem Mikroskope von einer Zusammensetzung aus zwei Lamellen nichts wahrnehmen kann; im Innern sind zahlreiche wagrechte Böden vorhanden (Fig. 68). Von grosser Bedeutung für die Beurtheilung dieser Formen ist die Art und Weise der ungeschlechtlichen Vermehrung der Colonieen; während die meisten Chaetetenzellen keine Septa besitzen, treten an manchen derselben einzelne zahnartige Vorsprünge auf, welche von der Wand nach innen ragen; meist ist nur ein solcher vorhanden,





a *b*

Fig. 68. *Chaetetes radians* aus dem Kohlenkalke. *a* Längsschnitt, *b* Querschnitt. Vergrössert, nach Nicholson.

[1]) Nicholson a. a. O., S. 254.

[2]) Waagen, Salt-Range Fossils (vergl. oben).

[3]) Haug, Ueber sogenannte *Chaetetes* aus mesozoischen Ablagerungen. Neues Jahrbuch, 1883, Bd. I, S. 174.

bisweilen sind es auch zwei bis drei, ja bei dem jurassischen *Chaetetes Beneckei* kann deren Zahl bis auf fünf steigen. Diese Vorsprünge, die man mit Septen verglichen hat, haben mit solchen nichts zu thun, wie wohl jetzt allgemein anerkannt wird, sie stellen vielmehr, wie Lonsdale zuerst ausgesprochen hat, die Anfänge neu entstehender Zellwände dar, die dann im weiteren Verlaufe des Wachsthums die ursprünglich einheitliche Zelle in mehrere zerlegen, mit anderen Worten sehen wir in denselben den Anfang einer vor sich gehenden Zelltheilung vor uns; eine andere Art der ungeschlechtlichen Vermehrung ist nicht nachgewiesen.

Einen andern, in seinen verwandtschaftlichen Beziehungen verschieden beurtheilten Typus, der aber sicher mit *Chaetetes* nahe verbunden ist, stellt die silurische Gattung *Tetradium* dar (Fig. 69), welche in der schlanken Form der borstenartigen Zellen und meist auch ihrer Aneinanderlagerung schon grosse Aehnlichkeit mit *Chaetetes* erkennen lässt. Der wesentlichste Unterschied von der genannten Gattung soll darin bestehen, dass die Zellwandungen von *Tetradium* nicht einfach, sondern aus zwei Lamellen zusammengesetzt sind, doch ist ein sicherer Beweis hiefür noch nicht beigebracht.[1]) Als ein anderes Merkmal wird das Vorhandensein von Septen, meist in der Vierzahl, angeführt, und von dieser Eigenthümlichkeit ist auch der Name der Gattung hergeleitet. Allein gerade hierin ist eine ganz ausgesprochene Verwandtschaft mit *Chaetetes* gegeben; die Zahl der Septa ist zwar am öftesten vier, aber sehr häufig kommen auch andere Ziffern vor, die niederste Zahl ist eins, die höchste fünf; in der ganzen Form stimmen diese sogenannten Septa vollständig mit denjenigen von *Chaetetes* überein, und es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass wir es nicht mit wirklichen Septen sondern mit noch unvollständigen neuen Zellwänden, mit dem Beginne einer Theilung zu thun haben, wie aus der Gestalt der Vorsprünge, aus der grossen Unregelmässigkeit ihrer Zahl und aus dem oft in die Länge gezogenen Querschnitte der Zellen hervorgeht.

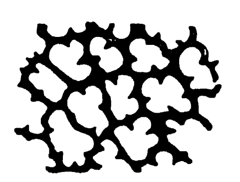


Fig. 69. *Tetradium minus* aus amerikanischem Untersilur. Querschnitt, vergrössert, nach Nicholson.

Ein sicheres Urtheil über die Beziehungen von *Chaetetes* und *Tetradium* zu einander hängt in erster Linie von dem Nachweise ab, ob die Wände der letzteren Gattung einfach oder doppelt sind; im ersteren Falle wären die Unterschiede zwischen beiden gering, sie müssten unbedingt in eine und dieselbe Familie gestellt werden; sind dagegen die Wandungen von *Tetradium* doppelt, dann kann man wohl von einer besonderen Familie der Tetradiiden sprechen, die aber jedenfalls unmittelbar neben die Chaetetiden gestellt werden muss, da das Eintreten einer vollständigen Verwachsung der Zellwände

[1]) Nicholson, Tabulata, pag. 233; Monticulipora, pag. 85.

keineswegs als ein Merkmal von hervorragender Bedeutung betrachtet werden kann.

Viele äussere Aehnlichkeit mit den Chaetetiden haben die beiden sehr formenreichen Familien der Monticuliporiden und der Fistuliporiden, welche in Folge dessen auch in früherer Zeit vielfach mit jenen verwechselt worden sind. Die Hauptverbreitung erreichen diese Formen im unteren Silur; sie reichen aber von hier aus in weit jüngere Ablagerungen, und die letzten Monticuliporen treten noch in triassischen, die letzten Fistuliporen in permischen Schichten auf. Die beiden genannten Familien stimmen nicht nur in der Mehrzahl der äusseren Merkmale, sondern vielfach auch in der feineren Struktur miteinander überein, so dass man bis vor Kurzem der Ansicht war, dass der Unterschied zwischen beiden nicht einmal generischen Werth besitze, bis in neuester Zeit Waagen und Wentzel auf sehr wichtige Abweichungen hingewiesen haben, welche die Scheidung in zwei verschiedene Familien jedenfalls rechtfertigen. Wir werden diese Verschiedenheiten weiter unten kennen lernen und beschäftigen uns hier zunächst mit den beiden Abtheilungen gemeinsamen Eigenthümlichkeiten.

Monticuliporiden wie Fistuliporiden bestehen gleich den Chaeteten aus sehr langen schlanken Zellen, welche mit ihren Wandungen unmittelbar aneinanderstossen; die Wandungen bestehen in der Regel aus zwei nicht vollständig verschmolzenen Lamellen; bei manchen aber geht die Verschmelzung so weit, dass eine einheitliche Wand vorhanden zu sein scheint, und dann ist in diesem Kennzeichen kein Unterschied gegen *Chaetetes* zu bemerken. Wandporen fehlen [1]) ebenso wie Septen oder Pseudosepten; nur bei einigen Formen treten wenige (meist zwei) septalähnliche Leisten auf. Besonders charakteristisch ist das Vorhandensein von zweierlei verschiedenen Arten von Zellen, grösseren und kleineren, von denen die letzteren meist mit weit zahlreicheren Querböden versehen sind als die ersteren. Die Anordnung dieser verschieden grossen Zellen ist eine sehr wechselnde, manchmal sind die kleinen Zellen in geringer Zahl zwischen den grossen zerstreut (Fig. 70), bei anderen sind sie sehr stark in der Mehrzahl, sie bilden eine Art von Cönenchym, in welchem die grossen Polypiten eingebettet sind (Fig. 71). Oft auch sind an einzelnen Stellen des Stockes Zellen

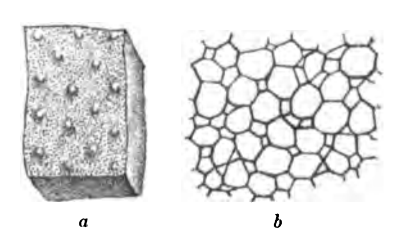


Fig. 70. *Monticulipora mammillata* aus amerikanischem Untersilur. *a* Oberfläche einer Colonie in natürlicher Grösse; *b* Querschnitt, vergrössert, nach Nicholson.

[1]) Dass Nicholson im oberen Silur Englands eine Form beobachtet hat, welche in allen Merkmalen mit *Monticulipora* übereinstimmt, aber Wandporen hat, wurde schon oben erwähnt.

von abweichender Grösse zusammengehäuft, welche oft erhabene Hügelchen (monticuli) oder Vertiefungen (maculae) zusammensetzen.

Die Unterschiede zwischen Monticuliporiden und Fistuliporiden sind in dem Verhältnisse zwischen grossen und kleinen Zellen und in der Art der ungeschlechtlichen Vermehrung begründet. Die Monticuliporen sind in erster Linie schon bei geringer Vergrösserung der Oberfläche merklich gekennzeichnet durch die verhältnissmässig geringe Zahl der kleinen Zellen, sowie dadurch, dass diese von den grossen Zellen nicht wesentlich unterschieden sind. Um dies zu verstehen, müssen wir uns in erster Linie mit den Vorgängen der Neubildung von Zellen beschäftigen; dieselben entstehen einerseits durch Theilung, andererseits, und zwar häufiger, durch Knospenbildung, indem eine neue Zelle aus der Wand zwischen zwei alten Zellen hervorkeimt, und diesem letzteren Processe verdanken die kleineren Zellen ihren Ursprung, die mindestens der Mehrzahl nach, wie aus den Untersuchungen von Waagen und Wentzel hervorgeht, nur unausgewachsene, durch Knospung entstandene Zellen sind. Allerdings entwickeln sich gewiss nicht alle kleinen Zellen zu grossen, sei es, dass überhaupt das weitere Wachsthum des Stockes aufhört, ehe alle Polypen ihre volle Entwicklung erreicht haben, sei es aus anderen Gründen. Dass nicht nur die erstere Ursache hier massgebend ist, geht aus dem Umstande hervor, dass sehr oft in den kleineren Zellen die Querböden dichter aneinander stehen als in den grossen, und dass das Breitenwachsthum der letzteren ein verhältnissmässig langsames ist. Waagen ist geneigt, der Einwirkung der Ernährungsverhältnisse auf die Individuen einen sehr wesentlichen Einfluss auf die Zahl der sich entwickelnden Knospen, wie auf deren spätere Ausbildung zu grossen Zellen mit wenigen, oder kleinen Zellen mit vielen Querböden zuzuschreiben, und jedenfalls dürfen wir die letzteren zum guten Theile als atrophirte Zellen betrachten, so dass wenigstens die erste Anlage oder die erste Stufe eines Dimorphismus gegeben scheint, wenn wir auch von der Entwicklung der Weichtheile der Monticuliporiden nichts wissen; eine scharfe Scheidung von Monticuliporiden ohne jede Spur von Dimorphismus und in Fistuliporiden mit sehr entwickeltem Dimorphismus scheint mir demnach kaum durchführbar.

Sehr eigenthümlich ist die von Waagen geschilderte Art und Weise, in welcher die intercalycinale Knospung bei den Monticuliporiden und übereinstimmend bei den Fistuliporiden vor sich geht; dieselbe beginnt zunächst mit einer Verdickung der Zellwände auf der Grenze zwischen zwei Zellen oder an einem Punkte, an welchem drei Zellen aneinanderstossen; es bildet sich zwischen den Wänden der aneinanderstossenden Kelche ein kleines Kalksäulchen, aus dem sich später die selbstständige Wand des neuen Individuums entwickelt; auf der Oberseite des Säulchens bildet sich dann eine Vertiefung zur Aufnahme des jungen Thieres, und diese bildet sich nun zur Zelle heran. In dem Stadium, ehe das Säulchen eine Vertiefung zeigt, ragt dieses meist wie ein winziger Dorn

über die Oberfläche des Korallenstockes hervor, und man hat diese kleinen Spitzen unter dem Namen der spiniformen Koralliten oder Acanthoporen beschrieben; man glaubte, dass sich zuerst ganz kleine Zellen bilden, welche dann allmälig durch Kalkmasse ausgefüllt und überhöht werden, so dass darin ein ziemlich verwickelter Fall von Polymorphismus der Monticuliporiden vorläge; in Wirklichkeit aber sind diese »spiniformen Koralliten« der Mehrzahl nach nichts Anderes als der Beginn einer neuen Knospung.[1])

Im Gegensatze zu den Monticuliporiden sind die Fistuliporiden zunächst durch ausgesprochenen Dimorphismus und durch die grosse Menge der kleinen Zellen ausgezeichnet, welche die grossen rings umgeben und eine Art von falschem Cönenchym bilden; in der Vermehrung der kleinen Zellen stimmt *Fistulipora* (Fig. 71) mit *Monticulipora* überein und zeigt auch die kleinen dornartigen Hervorragungen (sogenannte spiniforme Koralliten); dagegen ist die Art und Weise eine durchaus verschiedene, in welcher sich die grossen Zellen bilden, und dies ist jedenfalls die wichtigste Eigenthümlichkeit der Fistuliporen. Sie stimmen in dieser Beziehung ganz mit den lebenden Helioporen unter den Alcyonariern überein, die wir oben kennen gelernt haben, indem sich eine Anzahl der kleinen Zellen (sogenannte Cönenchymröhren) miteinander zur Bildung einer grossen Zelle vereinigen.

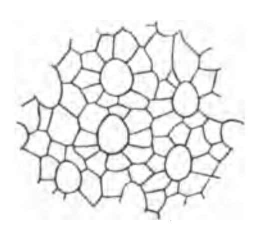


Fig. 71. *Fistulipora minor* aus englischem Kohlenkalk. Querschnitt, stark vergrössert, nach Nicholson.

Wir gehen nicht auf die zahlreichen Gattungen der Monticuliporiden und Fistuliporiden ein, so wenig als auf ihre verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Formen; auf den letzteren Gegenstand werden wir ausführlich zurückkommen, wenn wir die ganze Formenmenge der Tabulaten kennen gelernt haben werden.

Offenbar in naher Beziehung zu den Fistuliporen steht die im Silur und Devon verbreitete Familie der Heliolithiden, welche mit jenen den Dimorphismus der Zellen, die reichlichen, ein falsches Cönenchym bildenden engen Röhren mit zahlreichen Querböden, die dazwischen eingebetteten grossen Röhren mit entfernter stehenden Böden, endlich die Art und Weise der Bildung grosser Zellen aus mehreren kleineren gemein hat. Der wesentlichste Unterschied, durch welche die Heliolithen sich auszeichnen, ist das stete Vorhandensein von Septen, und zwar in der Regel in der Zwölfzahl. In ihrer äusseren Erscheinung und in den meisten Eigenschaften sind die Heliolithen den recenten Helioporen unter den Alcyonariern überaus ähnlich, der wesentlichste und allerdings sehr bedeutsame Unterschied besteht in der Entwicklung der Septa;

---

[1]) Ein Theil der »spiniformen Koralliten« entsteht nach Waagen lediglich durch eigenthümliche Veränderungen der Zellwand beim Versteinerungsprocesse.

während nämlich bei *Heliopora* keine eigentlichen Septen ausgebildet sind, welche den Zwischenräumen zwischen den Mesenterialfalten entsprechen, sondern nur wenig vorspringende Längsleistchen, sogenannte Pseudosepta, welche mit den Mesenterialfächern nichts zu thun haben, sind bei *Heliolithes* und Verwandten meist wohlentwickelte Septa vorhanden, welche unter Umständen die Mitte der Zelle erreichen (Fig. 73). Dem gegenüber ist die Auffassung, dass auch hier nur Pseudosepta vorhanden seien, durchaus unhaltbar; es ist eine absolute Unmöglichkeit, dass bis zur Mitte der Zelle reichende Septa von den Mesenterialfalten unabhängige Gebilde darstellen, es ist schlechterdings nicht möglich, sich die Lage und Beschaffenheit eines Polypen zu denken, der in der Entwicklung seiner Weichtheile von einem so mächtig entwickelten Septalapparat unabhängig wäre; wir müssen uns also das Thier der normalen Heliolithen mit zwölf Septen als einen Polypen mit zwölf Mesenterialfächern und einer entsprechenden Zahl von Tentakeln denken.

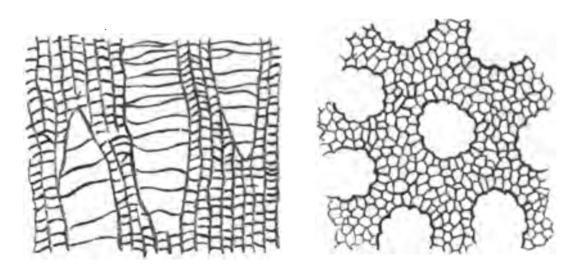
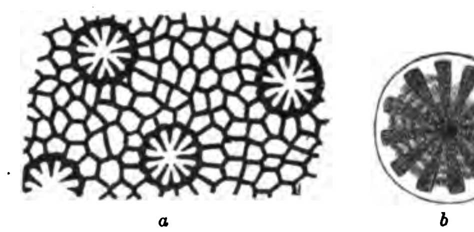


Fig. 72. *Heliolithes megastoma* aus englischem Obersilur. Längs- und Querschnitt, vergrössert, nach Nicholson.



a b

Fig. 73. *a Heliolithes megastoma* aus englischem Obersilur. Stark vergrösserter Querschnitt.[1] *b Lyellia glabra* aus amerikanischem Obersilur. Einzelne Zelle, stark vergrössert, nach F. Römer.

Die Gattung *Heliolithes* selbst ist mit sehr regelmässigen, gekammerten Cönenchymröhren versehen, bei *Plasmopora* zeigen diese ein unregelmässigeres, blasiges Aussehen, bei *Lyellia* ist das falsche Cönenchym sehr unregelmässig entwickelt; von geologisch jungen Arten dürfte vielleicht die Gattung *Polytremacis* aus der Kreideformation hierher gehören.

Als ein letztes Glied aus der Gruppe der Tabulaten führen wir die silurische Gattung *Halysites,* die bekannte Kettenkoralle an, deren sonderbare Form schon seit langer Zeit die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat. Der Stock besteht aus langgestreckten Zellen von elliptischem Querschnitt, mit zahlreichen wohl-

---

[1]) Der hier mitgetheilte Querschnitt kann natürlich wegen der sehr entwickelten Septa nicht derselben Art angehören wie derjenige in Fig. 72. Ersterer wird von F. Römer, letzterer von Nicholson als *Heliolithes megastoma* bezeichnet.

entwickelten Böden und meist mit zwölf nur angedeuteten Septen. Der Hauptcharakter der Gattung besteht darin, dass die elliptischen Zellen sich nur mit ihren schmalen Seiten berühren und hier miteinander verwachsen, so dass sie langgestreckte Reihen bilden, welche, von oben gesehen, die Gestalt einer Kette zeigen; solche Zellreihen kreuzen sich meist in mehrfacher Richtung und stellen so ein sehr eigenthümliches, netzartiges Fachwerk dar. Zwischen je zwei der elliptischen Zellen schaltet sich sehr häufig je eine sehr viel kleinere, mit sehr zahlreichen Böden versehene Röhre ein; in diesen Fällen ist also ausgesprochener Dimorphismus vorhanden, welcher die Halysiten mit den Heliolithiden und Fistuliporiden verbindet. Die reihenförmige Anordnung der Zellen hat *Halysites* mit gewissen Tetradien gemein (Fig. 74).



Fig. 74. *Halysites catenularius* aus gotländischem Obersilur.

Wir haben die Tabulaten in ihren wichtigsten Vertretern kennen gelernt, und es tritt nun die Aufgabe an uns heran, die Bedeutung und die verwandtschaftlichen Beziehungen derselben in Erwägung zu ziehen. Es wurde schon früher erwähnt, dass man die Favositen mit den Poritiden unter den Hexakoralliern in Verbindung zu bringen gesucht hat, und es wurde ausführlich gezeigt, dass kein hinreichender morphologischer Grund für diese vom geologischen Standpunkte aus sehr unwahrscheinlichen Beziehungen vorhanden ist; die Wandporen der Favositiden sind den Poren der Poritiden nicht homolog.

Eine Ansicht, welche in neuerer Zeit nach dem Vorgange von Lindström und Rominger viele Anhänger gefunden hat, sieht in einem Theile der Tabulaten, in den Chaetetiden, Monticuliporitiden, einem Theile der Fistuliporitiden und einzelnen anderen Formen Bryozoen (Moosthierchen), diese Gruppen werden also ganz aus dem Formenkreise der Korallen und der Cölenteraten ausgeschieden und zu den Molluscoiden gebracht. Eine so durchgreifende Aenderung, welche mehrfach Arten einer und derselben bis dahin angenommenen Gattung in ganz verschiedene Hauptabtheilungen oder Typen des Thierreiches bringt, musste naturgemäss Bedenken erregen, und in der That haben sich namentlich Nicholson und Waagen mit eingehender Begründung gegen diese Auffassung ausgesprochen.

Für die Ansicht, dass all' die genannten Formen, welche durch den sehr geringen Querschnitt ihrer Zellen ausgezeichnet sind, zu den Bryozoen gehören, wird in erster Linie angeführt, dass die gewöhnlich in den Vordergrund gestellten Merkmale derselben auch bei den Bryozoen vorkommen; in der

Bryozoenordnung der Cyclostomen finden wir Formen mit langgestreckten Röhrenzellen, auch Querböden und Wandporen treten auf, und diese Merkmale können daher nicht als entscheidend für die Korallennatur angesehen werden. Neben diesen negativen wird als positiver Anhaltspunkt zunächst das Fehlen von Septen bei den Chaeteten und Monticuliporen als ein Charakter angeführt, der diese Formen von den Korallen entfernt und sie den Bryozoen nähert, aber sehr mit Unrecht, denn auch unter den Favositen und Halysiten kommen Formen vor, bei welchen keine Spur von Septen zu sehen ist.

Weit mehr als auf diese Eigenthümlichkeit ist Werth zu legen auf die Aehnlichkeit mancher Tabulaten mit der im Jura auftauchenden und bis in die Jetztzeit andauernden Gattung *Heteropora,* welche in der Regel zu den Bryozoen gestellt wird.[1]) Allerdings scheint unter diesem Namen gar Mancherlei zusammengeworfen worden zu sein, was keine wirkliche nähere Verwandtschaft zueinander zeigt; die typischen und die am genauesten bekannten Arten stehen aber unseren Formen jedenfalls äusserlich nahe. Auch hier haben wir sehr zahlreiche langgestreckte, dünne Zellen, die sich mit ihren Wandungen unmittelbar aneinander legen, und wir können unter ihnen kleinere und grössere Röhren unterscheiden, die aber nicht sehr bedeutend voneinander abweichen; im Innern der Zellen sind wohlentwickelte Böden vorhanden, und in all' diesen Merkmalen ist die Uebereinstimmung mit *Monticulipora* eine sehr grosse. Abweichend davon finden wir bei *Heteropora* sehr entwickelte Wandporen, sowie schwache Septaldornen, und hierin ist auffallende Uebereinstimmung mit anderen paläozoischen Tabulaten, zunächst mit den Favositen gegeben. Ueber das kalkige Häutchen, das bei *Heteropora*, wie bei manchen Favositen und Monticuliporen die Zellmündungen überzieht, enthalte ich mich jedes Urtheils. Die Art der Knospung bei *Heteropora* ist noch nicht ganz klar festgestellt, sie scheint aber, wie Waagen hervorhebt, von derjenigen bei *Monticulipora* nicht wesentlich abzuweichen.

Diese Verhältnisse rechtfertigen es jedenfalls, wenn wir eine nahe Verwandtschaft von *Heteropora* nicht speciell mit *Monticulipora,* wohl aber mit den paläozoischen Tabulaten im Allgemeinen für nicht unwahrscheinlich halten, und ich glaube, dass man *Heteropora* ohne Bedenken zu den Favositiden gestellt haben würde, wenn sie im Silur oder Devon gefunden worden wäre. Eine andere Frage ist dagegen, ob damit irgend ein bestimmter Anhaltspunkt für die Einreihung eines Theiles der Tabulaten bei den Bryozoen gegeben ist; das Thier von *Heteropora* ist unbekannt, und nach der Form der Harttheile ist es wahrscheinlicher, dass sie zu den Korallen, als dass sie zu den Bryozoen gehört; wir finden also auch hier keinerlei Anlass, die Monticuliporen, Fistuli-

[1]) Bei der Besprechung von *Heteropora* halten wir uns ganz an die treffliche Schilderung der *H. Neozelandica* durch Nicholson (Monticulipora, S. 63 ff.). Die anderen Arten sind ungenügend bekannt.

poren und Chaeteten zu der letztgenannten Classe zu stellen, zu der übrigens, wenn man überhaupt einem solchen Gedankengange folgen wollte, jedenfalls auch die Favositiden gestellt werden müssten.

Als einen letzten Grund für die Einreihung bei den Bryozoen führt Lindström an, dass bei gewissen Monticuliporiden eine eigenthümliche Art von Metamorphose vorkomme, wie man sie sonst nur bei Bryozoen findet; so soll eine Form anfangs die Merkmale einer *Discoporella* zeigen, später sich in eine *Fistulipora,* dann in einen *Thecostegites* und endlich in eine *Monticulipora* umwandeln. Es ist natürlich nicht möglich, ein Urtheil über eine solche Angabe auszusprechen, wenn man nicht die Originalstücke oder wenigstens sehr ausgedehntes Material derselben Formen zur Verfügung hat. Ich war nicht in dieser Lage, aber Waagen, der sehr zahlreiche Monticuliporen, Fistuliporen u. s. w. untersuchen konnte, verhält sich entschieden ablehnend gegen diese Angaben und spricht die bestimmte Ansicht aus, dass es sich nicht um eine wirkliche Umwandlung, sondern um Incrustirung einer Tabulatengattung durch Individuen einer andern handle.

Als entscheidend gegen die Zugehörigkeit der genannten Tabulaten zu den Bryozoen müssen die neuen Untersuchungen von Waagen und Wentzel über die Vorgänge der ungeschlechtlichen Vermehrung der Tabulaten einerseits und der Bryozoen andererseits betrachtet werden. Schon früher war hervorgehoben worden, dass eine Vermehrung durch Theilung, wie sie bei *Chaetetes, Monticulipora* u. s. w. auftritt, bei Bryozoen durchaus nicht vorkommt und bei so hoch organisirten Formen auch gar nicht vorkommen kann. Ebensowenig ist das Vorkommen einer Vermehrungsform bei den Bryozoen erhört, wie die bei den Fistuliporen beobachtete, bei welcher sich an Stelle mehrerer der kleinen Zellen eine grosse bildet (sogenannte Cönenchymknospung). Aber auch die intercalycinale Knospung, welche an sich bei Bryozoen vorkömmt, verläuft bei diesen in ganz anderer Weise als bei den Tabulaten. Während bei diesen die Neubildung von Knospung im ganzen Bereiche der Colonie auftritt, ist sie bei den Bryozoen vollständig auf die peripherischen Theile beschränkt; die Zellen der Bryozoen bringen ferner nur in der Jugend, diejenigen der Tabulaten in allen Altersstadien Knospen hervor, und so sehen wir hier so schwerwiegende und tiefgreifende Unterschiede, dass trotz mancher habitueller Aehnlichkeiten an eine Zusammengehörigkeit nicht gedacht werden kann.

Wir haben noch die Ansichten zu besprechen, welche die Tabulaten oder einen Theil derselben mit den Alcyonariern in Verbindung bringen. Nachdem schon mancherlei Vermuthungen in dieser Richtung ausgesprochen worden waren, erhielt die Auffassung festeren Boden, als Moseley den Nachweis führte, dass die lebende Gattung *Heliopora* zu den Alcyonariern gehört.[1]) Zunächst

---

[1]) A. a. O.

wurden die den Helioporen so ähnlichen Heliolithiden und ihre Verwandten als Alcyonarier angesprochen; diese Ansicht wurde auf die Fistuliporiden ausgedehnt, welche gleich *Heliolithes* Zellendimorphismus und falsche Cönenchymknospung zeigen. Dazu kommt die schon besprochene Aehnlichkeit, welche die paläozoischen Syringoporen mit den lebenden, ebenfalls zu den Alcyonariern gehörigen Tubiporen verbindet. So kam es, dass Moseley die Gesammtheit der Tabulaten zu den Alcyonariern stellte und darin von Manchen, z. B. von Duncan, gefolgt wurde, während Andere, z. B. Nicholson und Waagen, nur die deutlich dimorphen Tabulaten hierher rechnen.

In der That lässt es sich in keiner Weise in Abrede ziehen, dass die übereinstimmenden Merkmale sehr zahlreich und wichtig sind, so dass es schwer wird, sich an den Gedanken zu gewöhnen, dass aus denselben doch nicht auf Zusammengehörigkeit geschlossen werden dürfe; aber trotzdem ist es so. Gerade die Heliolithiden, bei welchen die Uebereinstimmung mit den Helioporen so ganz auffallend hervortritt, haben, wie oben hervorgehoben wurde, zwölf meist sehr deutlich entwickelte echte Septa (keine Pseudosepta), welche bei manchen Formen in der Mitte der Zelle zusammenstossen. Sie müssen also zwölf Mesenterialfalten gehabt haben, während das wesentliche Merkmal der Alcyonarier darin besteht, dass acht Mesenterialfalten und acht (gefiederte) Tentakeln vorhanden sind. Die Heliolithiden waren also mit vollster Entschiedenheit keine Alcyonarier, und wenn es feststeht, dass sie nicht hierher gehören, so fällt auch der Grund weg, die anderen Tabulaten dahin zu stellen.

Für denjenigen, welcher in der Aehnlichkeit von *Heliopora* mit *Heliolithes*, von *Tubipora* mit *Syringopora* einen zwingenden Beweis für genetischen Zusammenhang sieht, bleibt allerdings noch immer die Möglichkeit offen, anzunehmen, dass die heutigen achtzähligen Alcyonarier von zwölfzähligen Tabulaten der paläozoischen Zeit abstammen. Es liegt das gewiss innerhalb des Kreises der vernünftiger Weise denkbaren Fälle; ob es aber zumal den Verhältnissen des geologischen Vorkommens der betreffenden Formen gegenüber berechtigt sei, sich einer auch vom morphologischen Standpunkte aus so gewagten Hypothese zuzuwenden, das ist eine Frage, die wohl verneint werden muss. Jedenfalls aber muss derjenige, welcher Heliolithen und Helioporen in eine Familie zusammenbringt, sich darüber klar sein, dass er Formen mit acht und solche mit zwölf Mesenterialfalten vereinigt, dass er die Abstammung der Alcyonarier von zwölfzähligen Typen ausspricht, und man dürfte sich wohl kaum allgemein zu einer solchen Folgerung entschliessen.

Alle die Versuche, die paläozoischen Tabulaten an eine bestimmte Gruppe lebender Korallen anzuknüpfen, müssen als gescheitert, als wenigstens nach dem heutigen Stande des Wissens ungenügend begründet und theilweise als den thatsächlichen Verhältnissen widersprechend, vorläufig zurückgewiesen werden. Poritiden, Pocilloporiden, Tubiporen, Helioporen, Milleporen, Bryozoen sind zum

Vergleiche herangezogen worden, aber alle ohne genügende Beweise; wenn wir nun sehen, dass in so vielen und so verschiedenen Abtheilungen gewichtige Anklänge an die paläozoischen Tabulaten hervortreten, ohne dass wir irgendwo mit einiger Wahrscheinlichkeit das Vorhandensein wahrer Verwandtschaft annehmen können, so geht daraus unabweisbar die Folgerung hervor, auf welche schon das Verhältniss der sogenannten paläozoischen Perforaten, wie *Calostylis, Protaraea, Prisciturben* u. s. w., hinwies. Wir müssen daraus schliessen, dass überhaupt bei den Korallen die grosse Mehrzahl der Skeletmerkmale nicht jenen hohen Werth hat, den man ihnen beimisst oder beigemessen hat. Uebereinstimmung in compactem oder porösem Bau, in der Zahl der Septa, im Vorhandensein oder Fehlen von Böden, Traversen, blasiger Endothek u. s. w., in der Art und Weise der Knospung gibt uns keine Gewähr für wirkliche Verwandtschaft, und dadurch wird die Arbeit des Paläontologen auf diesem Gebiete in gewisser Hinsicht zu einer wenig befriedigenden. Aus gleicher Entwicklung in den genannten Merkmalen wird man künftig keinen Schluss auf wirkliche Zusammengehörigkeit ziehen können, so lange diese Folgerung nicht durch das Vorhandensein von Uebergängen und die Continuität des geologischen Vorkommens gestützt wird. Das einzige einigermassen beständige und verlässliche Merkmal scheint das Gesetz der bilateralen Anlage der Septa der Tetrakorallier zu sein.

Bei alledem haben wir bis jetzt nur erfahren, was die paläozoischen Tabulaten nicht sind, ihre wirkliche Bedeutung haben wir nicht kennen gelernt; nachdem wir uns überzeugt haben, dass keine Nothwendigkeit vorhanden ist, die einen Gattungen neben die Poriten, die anderen zu den Alcyonariern, die dritten zu den Bryozoen zu stellen, so können wir uns nun die Frage vorlegen, ob die paläozoischen Tabulaten überhaupt eine zusammengehörige Gruppe darstellen oder nicht; die geologische Continuität ist vorhanden, und wir müssen untersuchen, ob die gemeinsamen Merkmale wichtig sind, ob die vorhandenen Gegensätze in klarer Weise durch Uebergänge überbrückt werden. Allerdings kann es sich dabei nur um einen Ueberblick in den grossen Hauptzügen handeln; im Einzelnen mögen sich hier oder dort ganz fremdartige Elemente unter den Tabulaten verbergen, die mit der Zeit entdeckt und ausgeschieden werden müssen, wie das z. B. schon bezüglich der Gattung *Labechia* geschehen ist.

Sehen wir von solchen isolirten Formen ab, so können wir drei Hauptgruppen unterscheiden, deren jede mit Bestimmtheit als eine natürliche Abtheilung betrachtet werden kann. In der ersten Gruppe sind Formen mit meist dicht aneinandergelagerten, mit Wandporen versehenen, nicht dimorphen Zellen, die sich durch Theilung und intercalycinale Knospung vermehren (Favositiden). Die zweite Gruppe umfasst Typen mit sehr langgestreckten, dünnen, dicht aneinanderliegenden Zellen, ohne Wandporen, ohne ausgesprochenen Dimorphismus. Die Vermehrung erfolgt ebenfalls durch Theilung und intercalycinale Knospung

(Chaetetiden, Tetradiiden, Monticuliporiden). Zu der dritten Gruppe gehören Colonien mit dicht aneinanderliegenden, ausgesprochen dimorphen Zellen ohne Wandporen. Die Vermehrung der kleinen Zellen erfolgt durch Theilung und intercalycinale Knospung, die Vermehrung der grossen Zellen durch Knospung aus dem falschen Cönenchym (Fistuliporiden, Heliolithiden). Neben diesen Hauptgruppen stehen kleinere Formencomplexe, über deren Bedeutung noch manche Unklarheit herrscht; es sind die Syringoporiden und Auloporiden, die man mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit als aberrante Formen mit den Favositiden in Verbindung bringen kann, ferner die Halysiten, welche Beziehungen zu den Heliolithen zeigen.

Was zunächst diese kleineren Nebengruppen betrifft, so sind wohl manche Wahrscheinlichkeitsgründe für die ihnen vorläufig angewiesene Stellung vorhanden, Beweise aber nicht, und wenn auch alle anderen alten Tabulaten einem zusammengehörigen Formenkreis gehören, so ist immerhin noch die Möglichkeit gegeben, dass Syringoporen und Auloporen einerseits, Halysiten andererseits ganz abweichende Gruppen darstellen, wenn auch keine andere Abtheilung paläozoischer oder jüngerer Korallen genannt werden kann, zu welchen sie irgendwelche Verwandtschaft zeigen.

Wir kehren zurück zur Betrachtung der drei grossen Hauptgruppen, welche oben definirt wurden, und welche wir hier der Kürze halber als die Favositoiden, die Chaetetoiden und die Heliolithoiden bezeichnen wollen. In erster Linie ist es klar, dass die gemeinsamen Eigenthümlichkeiten, welche allen hierher gehörigen Formen zukommen, ziemlich geringfügiger Natur sind; weder die Länge der Zellen ist bei allen vorhanden (*Pleurodictyum* u. s. w.), noch die schwache Entwicklung der Septa *(Heliolithes, Lyellia)*, ja selbst dass nur Colonien, keine Einzelzellen auftreten, ist nicht ganz ohne Ausnahme *(Cladochonus)*, und es bleibt nur ein allgemeines positives Kennzeichen, das Vorhandensein von Böden, die aber unter den paläozoischen Tetrakoralliern bei manchen Formen ebenfalls sehr vollkommen entwickelt sind, und wie schon früher erwähnt, auch bei sehr verschiedenen lebenden Typen auftreten. Was die Entwicklung der Septa anlangt, so ist hervorzuheben, dass nie eine Spur der für die Tetrakorallier charakteristischen bilateralen Anordnung zu finden ist, sondern, soweit Septa überhaupt vorhanden sind, die Zahlen 6 oder 12 fast allgemein herrschen, soweit sich überhaupt eine gesetzmässige Entwicklung erkennen lässt.

Vergleichen wir zunächst die Favositoiden und die Chaetetoiden untereinander, so finden wir, dass bei aller Verschiedenheit mancher extremen Formen doch in Wirklichkeit nur ein Unterschied vorhanden ist, dass nämlich bei den ersteren Wandporen vorhanden sind, bei den letzteren nicht. Es wurde schon früher hervorgehoben, dass es Typen gibt, die bis auf diesen einen Punkt vollständig mit Chaetetoiden übereinstimmen und ganz unbedenklich zu diesen gestellt wurden, bis zufällig an einem glücklich gelungenen Präparate Poren

entdeckt wurden. Bei anderen lässt es sich in Folge des ungünstigen Erhaltungszustandes und der Schwierigkeit der Beobachtung bei so kleinen Objecten überhaupt noch gar nicht feststellen, wie die Wandungen beschaffen sind; bei anderen wieder sind die Wandporen nur sparsam und schwach entwickelt, so dass man den Eindruck erhält, dass beide Gruppen ineinander übergehen, in ähnlicher Weise, wie das zwischen den perforaten und eporosen Hexakoralliern der Fall ist. Eine auffallende Bestätigung erhalten wir durch die Beschaffenheit der Gattungen *Chonostegites* und *Romingeria,* welche ich zwar nicht, wie es gewöhnlich geschieht, als typische Favositiden, aber doch als diesen sehr nahe stehend betrachte. Bei diesen beiden Gattungen sind die einzelnen Zellen nicht dicht aneinander gepackt, sondern in einem grösseren oder kleineren Theile ihres Verlaufes frei voneinander; die freien Stellen der Wände sind nun ganz compact, an denjenigen Strecken dagegen, an welchen sich die Kelche unmittelbar aneinanderlegen, treten auch Poren auf. Ein solches Verhältniss lässt jedenfalls den morphologischen Werth der Wandporen als nicht sehr erheblich erscheinen und macht es sehr wahrscheinlich, dass Favositoiden und Chaetetoiden eng miteinander verbunden sind und einem und demselben Formenkreise angehören.

Aehnlich gestaltet sich das Verhältniss zwischen Favositoiden und Heliolithoiden. Ein erstes Bindeglied in dieser Richtung scheint die Gattung *Thecia* zu bilden, deren Zellen durch ausgezeichnete Wandporen verbunden sind, bei welchen aber die einzelnen grossen Zellen durch überaus feine, nicht tabulirte Längsröhren voneinander getrennt sind; immerhin möchte ich auf dieses Verhältniss kein grosses Gewicht legen, da doch noch Manches im Baue von *Thecia* nicht hinreichend geklärt scheint und die Angaben von Nicholson und F. Römer in dieser Beziehung sich widersprechend gegenüberstehen. Weit wichtiger sind die Beobachtungen von Rominger und Nicholson an der sogenannten *Fistulipora Canadensis* Bill., *Favosites Canadensis* Rom. aus amerikanischem Devon.[1]) Dieses Fossil zeigt den Röhrendimorphismus eines Heliolithoiden in vollständig klarer Weise ausgebildet, aber die Querböden sind in allen Röhren gleich entwickelt und die Wandungen von ausgezeichneten Wandporen wie bei *Favosites* durchbohrt.[2]) Diese Eigenschaft hat Rominger und Nicholson bewogen, die genannte Form einfach zu den Favositiden zu stellen, und dass sie mit diesen in innigster Verbindung stehen, kann umsoweniger bezweifelt werden, als schon bei *Favosites placenta* Rom. der Beginn einer Differencirung verschiedener Arten von Röhren gegeben erscheint. Allein ebenso gewiss

---

[1]) Rominger, Fossil Corals, pag. 30. — Nicholson, Monticuliporiden, S. 94. — Die Art wird wohl zum Typus einer neuen Gattung erhoben werden müssen, doch halte ich es nicht für gerathen, hier eine solche aufzustellen, so lange nicht eingehende Untersuchungen über das Verhältniss zu *Favosites placenta* Rom. vorliegen.

[2]) Vergl. namentlich Rominger a. a. O., Taf. VIII, Fig. 3.

ist es auch, dass das Vorhandensein sehr zahlreicher feiner Röhren, zwischen welchen eine geringe Anzahl grösserer Zellen wie in einem Cönenchym liegt, ein Merkmal von sehr grosser Bedeutung darstellt. Es wäre ebenso unrichtig, dieses als das Vorhandensein von Poren bei der Beurtheilung ausser Betracht zu lassen, man geriethe dadurch in eine einseitige und unnatürliche, weil nur auf ein Merkmal gegründete Eintheilung. Wir haben in *Fistulipora Canadensis* ein klares Bindeglied zwischen Favositiden und Heliolithoiden vor uns, und Nicholson muthmasst wohl mit Recht, dass eingehende mikroskopische Studien noch bei mancher bisher zu den Fistuliporen gestellten Form Poren erkennen lassen werden. Dass aber solche Typen nicht sofort als das, was sie wirklich sind, als Bindeglieder zwischen den genannten Familien erkannt worden sind, das ist wohl der vorgefassten Meinung zuzuschreiben, dass die paläozoischen Tabulaten keine natürliche Gruppe bilden und bilden können. Man bringt die Favositen mit den perforaten Hexakoralliern, die Fistuliporiden mit den Alcyonariern oder gar mit den Bryozoen in Verbindung, und von diesem Standpunkte aus erscheint ein Uebergang zwischen beiderlei Abtheilungen als ein Ding der Unmöglichkeit. Wir haben aber gesehen, dass diese Beziehungen der alten Tabulaten zu recenten Formen in hohem Grade zweifelhaft und unwahrscheinlich sind, und damit fällt auch das Hinderniss weg, die in Rede stehende Zwischenform in ihrer wahren Bedeutung zu würdigen.

Auch zwischen Chaetetoiden und Heliolithoiden glaube ich, dass man keinen scharfen Unterschied festhalten kann, und dass die Monticuliporiden auf der einen, die Fistuliporiden auf der anderen Seite als Verwandte betrachtet werden müssen. Diese Auffassung war allgemein herrschend, ja in der Regel wurde *Fistulipora* nur als eine Untergattung von *Monticulipora* betrachtet, bis Waagen und Wentzel auf wichtige Unterschiede zwischen beiden aufmerksam machten. Bei den Monticuliporiden sind wenige, bei den Fistuliporiden sehr viele kleine Röhren neben den grossen vorhanden, so dass bei der letzteren Familie die kleinen Zellen ein falsches Cönenchym bilden. Allein zwischen beiden Extremen kommen doch zu viele Mitteltypen vor, als dass es möglich wäre, eine scharfe Grenze nach diesem Merkmale zu ziehen. Ferner dürfte nach den früheren Auseinandersetzungen auch bei den Monticuliporiden ein gewisser Grad von beginnendem Dimorphismus nicht in Abrede zu stellen sein.

Allerdings sind das nicht die einzigen und nicht die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale zwischen Monticuliporiden und Fistuliporiden, sondern das grösste Gewicht muss auf die Vorgänge der Vermehrung gelegt werden, deren Schilderung und Besprechung durch Waagen einen erheblichen Fortschritt bildet. Während bei den Monticuliporiden nur Theilung und intercalycinale Knospung auftritt, werden bei den Fistuliporen durch diesen Process nur die kleinen Röhren ergänzt, während die grossen Zellen wie bei der lebenden Alcyonariergattung *Heliopora* durch sogenannte »Cönenchymknospung« vermehrt werden. Es ist

das ein Vorgang, der noch nicht nach allen Seiten vollständig bekannt und verstanden ist, der aber äusserlich betrachtet darin besteht, dass an die Stelle mehrerer kleiner Röhren (des falschen Cönenchyms) eine grosse Zelle tritt. Jedenfalls ist diese Erscheinung wesentlich von der eigentlichen Cönenchymknospung verschieden, wie man sie z. B. bei der lebenden Gattung *Galaxea* beobachtet, und findet nahe Analogie nur bei *Heliolithes* und *Heliopora*.

Wir müssen in erster Linie prüfen, ob diese Knospungsart der Fistuliporiden wirklich etwas ganz Fremdartiges darstellt, wofür wir bei den Monticuliporen keinen Vergleichspunkt finden. Moseley, welcher die Helioporen genau untersucht hat, ist bezüglich derjenigen Weichtheile, welche die kleinen (sogenannten Cönenchym-) Röhren ausfüllen, zu keinem ganz entscheidenden Ergebnisse gelangt; er nimmt an, dass auch bei *Heliopora* wie bei anderen Alcyonariern ein ausgesprochener Dimorphismus der Individuen herrscht, dass einerseits vollkommen entwickelte Individuen in der Colonie vorhanden sind (Autozoidien), andererseits solche, welche einen hohen Grad von Rückbildung erlitten haben (Siphonozoidien). Die Autozoidien bewohnen, woran ein Zweifel nicht möglich ist, die grossen Zellen, von den Siphonozoidien wird angenommen, dass sie die kleinen Zellen des falschen Cönenchyms ausfüllen. Deutlich individualisirt erscheinen allerdings diese Siphonozoidien nicht, man hat sie noch nicht unterscheiden können, und wenn sie überhaupt vorhanden sind, so sind sie aufs Aeusserste rückgebildet. Diese Auffassung ist von manchen Forschern angenommen worden, z. B. von Kölliker und Waagen, während andere, namentlich Lindström, sich dagegen erklären. Für die Auffassung von Moseley spricht die deutliche Röhrenbildung und die Bodenbildung in denselben, welche wohl schwer erklärbar ist, wenn man nicht für jede Röhre ein eigenes Zooid annimmt. Auch die Vermehrung der feinen Röhren durch Knospung und Theilung spricht für diese Ansicht. Man nimmt nun an, dass auch bei den Heliolithoiden dasselbe Verhältniss von Autozoidien und Siphonozoidien zueinander und zu den zweierlei Arten von Zellröhren herrsche; in der That lassen sich bei ihnen annähernd dieselben Gründe wie bei *Heliopora* für diese Auffassung geltend machen; besonders lässt sich dafür noch die von Waagen in diesem Sinne hervorgehobene Thatsache anführen, dass die ersten Anfänge der sich neu bildenden Colonie bei den kleinsten überhaupt bekannt gewordenen Heliolithen nur aus kleinen Cönenchymröhrchen bestehen.

Der wesentlichste Grund, den Lindström gegen diese Auffassung angeführt hat, besteht darin, dass nicht wohl mehrere Siphonozoidien sich zu einem Autozoidium vereinigen können, dass eine solche Verschmelzung getrennter Individualitäten allen Analogien widerspricht und allen biologischen Regeln entgegenläuft. Dies ist durchaus richtig, und eine derartige Auffassung der Knospungserscheinungen bei den Heliolithiden müsste daher entschieden abgelehnt werden. Waagen hat daher eine Erklärung in dem Sinne gegeben,

dass in Wahrheit die Neubildung von Autozoidien aus dem falschen Cönenchym in der Weise vor sich geht, dass eines der Siphonozoidien wächst und sich unter starker Vergrösserung und Unterdrückung der Nachbarn zum Autozoidium heranbildet. Nehmen wir nun aber diese an sich nicht unwahrscheinliche Erklärung an, so ist der Vorgang von demjenigen bei den Monticuliporen wohl abweichend, nicht aber der ganzen Wesenheit nach verschieden; die kleinen Röhren der Fistuliporen und die Zellen der Monticuliporen entstehen in derselben Weise; bei den letzteren tritt oft eine Verzögerung und Verkümmerung in der Ausbildung ein, die bei den Fistuliporen weit häufiger und in weit einschneidenderem Maasse (Bildung der Siphonozoidien) vorkommt. Wenn nun eines der Siphonozoidien sich bei *Fistulipora* zu einem Autozoidium entwickelt, so ist das im Wesentlichen derselbe Vorgang, als wenn bei *Monticulipora* eine der kleineren Zellen nach einem gewissen Bildungsstillstand noch zu voller Grösse heranwächst. Dass bei den Fistuliporiden bei diesem Vorgange eine Anzahl benachbarter Röhren überwuchert wird, ist einfach die Folge des bedeutenderen Grössenunterschiedes zwischen den zweierlei Arten von Röhren.

Allerdings ist das nicht die einzige Möglichkeit; die einzelnen neuen Autozoidien der Fistuliporen können auch auf einem andern Wege, nämlich durch intercalycinale Knospung zwischen den Röhren der Siphonozoidien entstehen und sich ebenfalls über eine Anzahl kleiner Röhren ausbreiten; aber auch in diesem Falle ist keine absolute Verschiedenheit zwischen der Knospung bei Monticuliporen und Fistuliporen vorhanden; wir können den einen Vorgang leicht auf den andern zurückführen.

Nach diesen Auseinandersetzungen dürfen wir den Unterschied zwischen Monticuliporen und Fistuliporen und somit zwischen Chaetetoiden und Heliolithoiden zwar als einen grossen und wichtigen, aber nicht als einen durchgreifenden und unvermittelten betrachten. Berücksichtigen wir noch, dass in der gewiss natürlichen Gattung *Halysites* dimorphe Formen und solche mit nur einer Art von Zellen zusammen vorkommen, so werden wir zu dem Schlusse geführt, dass in der That Chaetetoiden und Heliolithoiden miteinander verwandt und durch Zwischenglieder verknüpft sind.

Wir dürfen dabei allerdings nicht vergessen, dass bei dem schwankenden Charakter so vieler Skeletmerkmale gerade unter den paläozoischen Korallen solche Schlüsse nicht absolut sicher sind, sondern dass es sich nur darum handeln kann, aus den bekannten Thatsachen das wahrscheinlichste Ergebniss abzuleiten; dieses aber ist nach dem heutigen Stande unseres Wissens ganz entschieden, dass die grosse Hauptmasse der paläozoischen Tabulaten, die wir mit den Namen der Favositoiden, der Chaetetoiden und der Heliolithoiden bezeichnet haben, eine zusammengehörige natürliche Gruppe bildet, deren einzelne Glieder durch Mittelformen miteinander verbunden sind. Bei unserer Unkenntniss der

Weichtheile des Thieres können wir allerdings diese Abtheilung der Tabulaten nur unvollständig charakterisiren, aber sie bildete innerhalb der paläozoischen Zeit eine geschlossene Gruppe, mit welcher aller Wahrscheinlichkeit nach auch Syringoporiden und Halysiten in Verbindung stehen. In nachpaläozoischer Zeit gehören eine Anzahl von Formen der alpinen Trias, einige wenige jurassische Typen, vielleicht auch *Polytremacis* aus der Kreide hierher. Ob dasselbe auch für die als Heteroporen bezeichneten Colonien alle oder wenigstens zum Theile gilt, und ob etwa *Heteropora pelliculata* Wat. (*Neozelandica* Busk) einen letzten lebenden Ausläufer der Tabulaten bildet, lässt sich heute noch durchaus nicht sagen. Dagegen ist das Vorhandensein enger Beziehungen zu Poritiden, Helioporen, Pocilloporen, Milleporen u. s. w. durchaus unwahrscheinlich.

Wir kehren damit grossentheils zu der alten Auffassung von Milne-Edwards und Haime zurück, nur werden einzelne fremdartige, namentlich der jetzigen Fauna angehörige Elemente ausgeschieden. So stellen die Tabulaten eine grosse Abtheilung dar, welche sich den Tetrakoralliern und Hexakoralliern ebenbürtig an die Seite stellt, und innerhalb welcher die Favositoiden mit Einschluss der Syringoporen, die Chaetetoiden und endlich die Heliolithoiden mit Einschluss der Halysiten als drei Hauptabtheilungen festgehalten werden können. Mit welcher andern Abtheilung aber die Tabulaten zunächst verwandt waren, das ist eine Frage, die wir durchaus nicht beantworten können, und ebensowenig können wir sagen, welcher Typus unter den Tabulaten als der ursprünglichste bezeichnet werden darf.

Blicken wir auf die Gesammtheit unserer Erörterungen über die fossilen Korallen und deren Beziehungen zu jetzt lebenden Formen zurück, so müssen wir einräumen, dass das Ergebniss kein ganz befriedigendes ist. Ueber den Zusammenhang der grossen Hauptgruppen untereinander sind wir noch durchaus nicht in der Lage, ein irgendwie bestimmt lautendes Urtheil abzugeben, und auch innerhalb der einzelnen grösseren Abtheilungen sind wir nur unvollständig befähigt, hie und da einen genetischen Zusammenhang zu vermuthen. Dieses Verhältniss ist wesentlich bedingt durch den Umstand, dass ganz ähnliche Gestaltungen und Merkmale der Skelettheile in sehr verschiedenen Ordnungen wiederkehren und daher kein untrügliches Mittel zur Erkennung der natürlichen Verwandtschaft bieten, wie das noch in manchen anderen Abtheilungen des Thierreiches, am ausgesprochensten unter den Schnecken der Fall ist. Eine zweite wichtige Ursache der Unsicherheit liegt in unserer noch sehr geringen Kenntniss der auf der Grenze der paläozoischen und mesozoischen Periode auftretenden Korallen, namentlich derjenigen der permischen und triadischen Formation. Unter diesen Umständen mussten wir uns vielfach auf eine Kritik verbreiteter Ansichten beschränken, ohne dass es in der Regel gelungen wäre, an Stelle des als unrichtig Erkannten eine besser begründete, positive Ansicht zu setzen.

Hydrozoen.

Neben den Korallen bilden die Hydromedusen oder Hydrozoen eine zweite jenen gleichwerthige, wenn auch für den Paläontologen weit weniger wichtige Classe der Nesselthiere; man fasst in dieser Abtheilung Formen zusammen, welche in extremer Entwicklung sehr weit voneinander abweichen, so sehr, dass man Repräsentanten ganz verschiedener Classen vor sich zu haben glaubt; auf der einen Seite sehen wir sehr unvollkommene Polypen, durch den Mangel von Magenrohr und Mesenterialfalten weit tiefer stehend als die Korallenthiere, auf der andern begegnen uns Formen aus dem verhältnissmässig hoch organisirten Kreise der Medusen oder Quallen, welcher die vorgeschrittenste Entwicklung der Cölenteraten bezeichnet.

Diese auffallende Vereinigung so weit von einander abweichender Thiere in eine Gruppe findet ihre Erklärung und Begründung in den merkwürdigen Thatsachen der Entwicklungsgeschichte, die man bei den Hydrozoen beobachtet; wir kennen unter denselben Polypen, welche sich sowohl durch Knospung als durch Eier fortpflanzen und wieder Polypen erzeugen; ebenso gibt es Medusen in dieser Abtheilung, aus deren Eiern sich wieder Medusen entwickeln; allein in vielen Fällen sehen wir auch, dass die Polypen keine Eier bilden, sondern sich nur durch Knospen vermehren; von diesen letzteren entwickelt sich ein Theil wieder zu Polypen, welche meist zu einer Colonie vereint bleiben, während andere Knospen sich ablösen und zu Medusen entwickeln, aus deren Eiern keine Medusen, sondern Polypen hervorgehen. Ein weiterer Fall ist endlich, dass die Medusenknospen sich nicht von dem Polypenstock loslösen, sondern an diesem haftend die Eier für neue Polypengenerationen produciren.

Diese interessanten Erscheinungen des Generationswechsels zeigen, dass Hydroidpolypen und Medusen trotz aller äusseren Verschiedenheit im innigsten Zusammenhange miteinander stehen; die Erklärung eines solchen Verhältnisses kann uns nur die Abstammungslehre geben, indem sie uns zu der Annahme führt, dass aus Grundformen, die ursprünglich Eigenthümlichkeiten von Polypen und Medusen in sich vereinigt haben müssen, sich beiderlei Typen entwickelten. In einzelnen Formen sind dieselben schon ganz unabhängig voneinander geworden, während sie bei anderen noch in abwechselnden Generationen miteinander vereinigt sind.

Wir können diesen überaus interessanten Gegenstand nicht weiter verfolgen, da er ganz dem Gebiete der Zoologie zufällt; die fossilen Exemplare gestatten natürlich keinen Einblick in solche Beziehungen.

Die Fossilreste von Hydrozoen, welche bisher bekannt geworden sind, gehören theils den kalkigen Stöcken von Polypencolonien an, theils sind es

Abdrücke von Medusen,[1]) welche sich trotz der vergänglichen Natur dieser Thiere an einigen wenigen Punkten erhalten haben. Namentlich die dem obersten Jura angehörigen lithographischen Schiefer von Solenhofen, welche durch die wunderbare Erhaltung selbst der feinsten Körper weltberühmt geworden sind, haben einige solche Ueberreste aufbewahrt, welche zuerst von Beyrich erkannt und später durch die Arbeiten von Brandt, Häckel und Ammon weiter beschrieben worden sind;[2]) dieselben scheinen einer selbstständigen, heute ausgestorbenen Familie der Scheibenquallen anzugehören, welche sich am nächsten an die lebende Gattung *Crambessa* und die Rhizostomiden anschliessen soll, ein Ergebniss, das allerdings bei der Zartheit des Körpers und der Unvollkommenheit der Erhaltung nicht mit absoluter Bestimmtheit behauptet werden kann. Ausserdem hat man zweifelhafte Spuren von Quallen in Feuersteinen der oberen Kreide entdeckt,[3]) welche im Diluvium bei Hamburg auf secundärer Lagerstätte gefunden worden sind, und vor einer längeren Reihe von Jahren habe ich einen Abdruck aus dem Liassandstein Württembergs (Zone der *Schlotheimia angulata*) gesehen, der mir zwar damals ganz räthselhaft war, von dem ich aber heute nicht im Mindesten zweifle, dass er von einer Meduse herrührt.

Bei dieser ausserordentlichen Seltenheit der Medusen in jüngeren Ablagerungen ist es sehr auffallend und unerwartet, dass Spuren derselben gerade in einigen der allerältesten fossilführenden Gesteine auftreten, wie aus den Untersuchungen des schwedischen Forschers Nathorst hervorgeht.[4]) Schon lange

---

[1]) Ich führe die fossilen Reste von Medusen an dieser Stelle an, doch ist es bei unserer Unbekanntschaft mit der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Formen, sowie bei ihrer dürftigen Erhaltung noch durchaus zweifelhaft, ob wir es wirklich mit Hydroidmedusen (Trachymedusen) oder mit Discophoren zu thun haben. Die letztere Ansicht ist sogar die wahrscheinlichere, aber doch auch nicht sicher erwiesen.

[2]) Beyrich, Ueber *Acalepha deperdita*. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1849, Bd. I, S. 437. — E. Häckel, Ueber zwei neue fossile Medusen aus der Familie der Rhizostomiden. Neues Jahrbuch für Mineralogie, 1866, S. 257. — E. Häckel, Ueber die fossilen Medusen der Jurazeit. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 1869, Bd. XIX, S. 557. — E. Häckel, Ueber eine sechszählige fossile Rhizostomee und eine vierzählige fossile Sämiostomee. Jenaische Zeitschrift, 1874, Bd. VIII, S. 308. — Al. Brandt, Ueber fossile Medusen. Mémoires de l'Acad. de St.-Pétersb., 1871, sér. 3, vol. XVI, Nr. 11. — L. v. Ammon, Ueber neue Exemplare von jurassischen Medusen. Abhandl. der Münchener Akademie, 1883, II. Cl., Bd. XV, Abth. I.

[3]) Zittel, Handbuch der Paläontologie, Bd. I, S. 306. — L. v. Ammon a. a. O., S. 57. — Der von Kner aus einem Feuersteine der oberen Kreide Ostgaliziens beschriebene angebliche Medusenrest, dessen in der Literatur mehrfach Erwähnung geschieht, ist bestimmt nicht organischen Ursprungs, wie ich nach genauer Betrachtung des Originalexemplars behaupten zu dürfen glaube. Vergl. Kner, Notiz über eine Meduse im Feuerstein. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1865, Bd. LII, Abth. I.

[4]) A. G. Nathorst, Om aftryck af Medusor i Sveriges Kambriska lager. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 1881, Bd. XIX, Nr. 1.

waren aus den tiefsten cambrischen Schichten Schwedens eigenthümliche vier- bis fünfstrahlige, sternförmige Körper von wulstiger Gestalt und mit ihnen andere Abdrücke bekannt, an deren organische Herkunft zwar von keiner Seite gezweifelt wurde, deren Deutung aber in keiner Weise gelingen wollte. Derartige Vorkommnisse waren bald unter den Namen *Spatangopsis* oder *Agelacrinus* zu den Echinodermen, bald als *Protolyellia* zu den korallenähnlichen Vorkommnissen gestellt worden, ohne dass aber eine dieser Ansichten irgendwie hätte befriedigen können. Vor Kurzem fand nun Nathorst am Meeresstrande einige grosse Medusen, welche vom Meere ausgeworfen worden waren; bei näherer Betrachtung zeigte sich eine auffallende Aehnlichkeit zwischen dem Abdrucke, den eine dieser Medusen (*Aurelia*) auf dem weichen Sandschlamm gemacht hatte, und manchen jener Eindrücke im cambrischen Sandsteine. Jene wulstigen Sterne haben genau dieselbe Gestalt, welche ein künstlicher Ausguss des Magenhohlraumes einer *Aurelia* darstellt. Gewisse eigenthümliche Streifungen auf der Schichtfläche der Sandsteine stimmen mit den Furchen überein, welche eine Qualle dicht über dem Meeresboden schwimmend durch das Nachschleifen ihrer Tentakeln hervorbringt.

So wenig wahrscheinlich diese Deutung anfangs klang, und so grosses Misstrauen derselben auch von vielen Seiten entgegengebracht wurde, so ergibt doch eine nähere Prüfung der von Nathorst mitgetheilten Beobachtungen, dass ein Zweifel an der Richtigkeit der Deutung kaum zulässig ist. Schon das Studium der Arbeit von Nathorst führt zu diesem Ergebnisse, besonders überzeugend aber sind die Exemplare selbst, welche bei dem internationalen Geologencongresse in Berlin im Jahre 1885 ausgestellt waren, und welche ich bei dieser Gelegenheit besichtigen konnte.

Auf diese Weise sehen wir demnach das Vorkommen zahlreicher Medusen in den ältesten cambrischen Schichten Schwedens erwiesen; möglicherweise gehören denselben auch andere, minder deutliche Spuren an, welche in denselben Schichten gefunden werden, stellenweise aber auch anderwärts vorzukommen scheinen; es sind das mit parallelen Streifen bedeckte Wülste, welche man mit dem Namen *Eophyton* belegt hat und welche Nathorst, allerdings mit Vorbehalt, auf die Spuren zurückführt, welche Medusen nicht beim Schwimmen, sondern beim Fortkriechen am Meeresgrunde zurücklassen.

Wie dem auch sei, jedenfalls sind Medusen entschieden die ältesten Formen von Cnidariern oder Nesselthieren, welche uns in der geologischen Geschichte der Thierwelt entgegentreten; dann folgen erst nach einer erheblichen Pause im oberen Cambrium die noch problematischen Archäocyathiden und die Graptolithen, deren Zugehörigkeit zu den Hydrozoen und überhaupt zu den Cölenteraten noch durchaus nicht erwiesen ist (vergl. unten), und erst aus dem Silur kennen wir sichere Korallen und Hydrozoen. Eine Aenderung würde dieses Verhältniss nur dann erleiden, wenn das vielbesprochene Eozoon der archaischen

Kalke sich, wie von manchen Seiten angenommen wird, als zu den Hydroidpolypen gehörig erweisen sollte. Sehr wahrscheinlich ist diese Auffassung nicht und jedenfalls sehr weit davon entfernt, irgendwie bewiesen zu sein. So weit wir sicheren Boden unter den Füssen haben, sind die Scheibenquallen die ältesten Cnidarier, welche uns begegnen, also Formen, welche zu den höchst organisirten unter allen Cölenteraten gehören. Es wäre unvorsichtig, daraus folgern zu wollen, dass sie wirklich die ersten und ursprünglichsten aller Cnidarier seien, jedenfalls aber beweisen derartige vereinzelte Vorkommnisse, wie unvollkommen noch unsere Kenntnisse des gesammten Stammes sind.

Weit häufiger als die Medusen findet man jedenfalls die verkalkten Gerüste mancher Hydroidpolypen, wenn sie auch, namentlich in den jüngeren Ablagerungen, sehr viel spärlicher vertreten sind als die Korallen. Da nun überdies die Skelete dieser Thiere, auch wenn sie sehr bedeutende Colonien bilden, doch äusserlich ziemlich unscheinbar und die Wohnräume der einzelnen Individuen meist sehr klein sind, so dass die nähere Untersuchung meist die Benützung des Mikroskops erfordert, so wurde das Studium dieser Formen ziemlich stark vernachlässigt, und erst in neuerer Zeit ist denselben grössere Aufmerksamkeit geschenkt worden. Immerhin ist unsere Kenntniss noch eine sehr mangelhafte und die Möglichkeit, über die blosse Beschreibung hinauszugehen, nicht vorhanden; wir werden uns daher nur ziemlich flüchtig mit dieser Abtheilung befassen.

In der Jetztwelt tritt in der Abtheilung der Tubularien die Gattung *Hydractinia* auf, deren Polypen in der Regel ein horniges (chitinöses) Skelet absondern. Die Stöcke, an welchen keine becherförmig eingesenkten Zellen für die einzelnen Individuen vorhanden sind, bestehen aus zwei Lagen, von denen die untere sich unmittelbar auf einen fremden Körper auflegt, während die andere die äussere Oberfläche bildet; beide sind durch Pfeiler miteinander verbunden, zwischen welchen sich Hohlräume (sogenannte Interlaminarräume) befinden, und auf der Aussenseite zeigen sich vereinzelte grössere und zahlreiche kleinere zackig-kegelförmige Erhabenheiten. Eine lebende Form dieser Gattung, welche Ueberzüge über Schneckengehäuse zu bilden pflegt, zeigt statt der chitinösen kalkige Skeletbildung, und an diese schliesst man verschiedene ähnliche Vorkommnisse aus den Tertiärbildungen an, welche namentlich im mittleren Pliocän von Asti in Italien häufig vorkommen.

Andere Typen lebender Hydrozoen mit kalkigen Gerüsten, deren Verwandte auch fossil vorkommen, sind die auf den Korallriffen lebenden und an deren Aufbaue theilnehmenden Familien der Stylasteriden und Milleporiden. Namentlich die letzteren sind in der Jetztzeit von Bedeutung; ihre in der Regel merkwürdig zackigen Stöcke nehmen mit den Poriten und Madreporen zusammen gewöhnlich die Kante der Riffe ein, wo die brandenden Wogen sich am wildesten brechen. Die Colonien bestehen aus einem kalkigen Cönenchym, das

von zahllosen feinen, wurmförmigen Canälen durchzogen ist, und in dieses sind für die einzelnen Individuen an sich noch immer sehr kleine, im Verhältniss zu den Cönenchymcanälen aber ziemlich grosse Röhren eingebettet, welche wie bei Tabulaten, Pocilloporen u. s. w. von Querböden abgetheilt erscheinen. Ueberhaupt sind die Bauten von Milleporen denjenigen von echten Korallen sehr ähnlich, so dass man dieselben stets bei den Tabulaten untergebracht hat, bis Agassiz die Hydroidennatur der Polypen nachwies. Agassiz wollte allerdings daraufhin alle Tabulaten zu den Hydrozoen stellen, doch ist, namentlich nach den neueren Untersuchungen von Moseley kein Zweifel mehr möglich, dass die Milleporen einen von den übrigen sogenannten Tabulaten ganz abweichenden Typus darstellen. Unmittelbare Verwandte desselben reichen bis in die Kreidezeit zurück.

Ausser diesen Formen, welche sich jetzt lebenden Typen nahe anschliessen, finden sich andere von etwas fremdartigem Gepräge vor; so die spiralig aufgerollten Loftusien aus dem persischen Eocän, welche ursprünglich als Foraminiferen beschrieben worden sind, und deren Zugehörigkeit zu den Hydrozoen ebenso wie diejenige der Gattung *Parkeria* aus dem cenomanen Grünsande von Cambridge noch vielfach bestritten ist. Ferner verdient *Porosphaera* (*Coscinopora* auct.) *globularis* genannt zu werden, eine in der oberen Kreide des nördlichen Europa vielfach verbreitete Art, welche durch ihre Verbindung mit den ältesten Vorkommnissen menschlicher Knochenreste und Kunsterzeugnisse Aufmerksamkeit erregt hat. Die Porosphären sind kleine, meist kugelige Körper, die sich öfter um einen fremden Gegenstand gelagert haben. Häufig war dieser der Erhaltung in fossilem Zustande nicht fähig, und dann zeigen die *Porosphaera*-Kugeln in der Mitte eine Durchbohrung; diese finden sich nun nicht nur in dem ursprünglichen Gesteine, sondern auch, wie viele andere Kreideversteinerungen, ausgewaschen auf zweiter Lagerstätte in diluvialen Ablagerungen. In besonderer Zahl finden sie sich in den wegen ihres Reichthums an uralten Steinwaffen und den mit ihnen vorkommenden Resten von Mammuth, Rhinoceros und anderen Diluvialthieren berühmt gewordenen Geröllablagerungen von St. Acheul bei Amiens in Nordfrankreich, und zwar hat man beobachtet, dass hier oft eine grosse Anzahl durchlöcherter Exemplare beisammen liegt; es wurde daher die Vermuthung ausgesprochen, dass jene alten Einwohner der Picardie die durchbohrten Porosphären an Schnüre gereiht als Schmuck trugen.

Andere Formen, welche durch die Untersuchungen von Steinmann[1]) namentlich aus dem oberen Jura bekannt geworden sind, namentlich *Ellipsactinia* und *Sphaeractinia*, entfernen sich etwas weiter von den lebenden Typen und scheinen den Uebergang zu einer wichtigen Abtheilung der Hydro-

[1]) Steinmann, Ueber fossile Hydrozoen aus der Familie der Coryniden. Palaeontographica, 1877, Bd. XXV.

zoen zu bilden, welche wohl noch in der Kohlenformation vorzukommen scheint, in ausserordentlicher Menge aber im Devon und im Silur auftritt, zu der Familie der Stromatoporoiden, deren meist unregelmässig knollige, halbkugelige, ausgebreitete oder auch etwas ästige Massen in diesen älteren Ablagerungen kaum geringeren Antheil am Aufbaue der Korallenkalke nehmen als die Korallen selbst.

Bei ausserordentlicher Massenhaftigkeit des Vorkommens zeigen die Stromatoporoiden die auffallendste Einförmigkeit in der äusseren Erscheinung, so dass man nach dieser allein wohl geneigt sein könnte, alle ihre Typen als Abänderungen einer und derselben Art aufzufassen. Erst die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass in dem feineren Aufbaue sehr bedeutende Mannigfaltigkeit herrscht, wenn auch die genaue Untersuchung dieser Verhältnisse sehr grosse Schwierigkeiten bietet namentlich wegen der Veränderungen, welche ein sehr grosser Theil der Exemplare beim Versteinerungsvorgange erlitten hat. So kommt es, dass das Studium dieser Formen lange Zeit hindurch sehr vernachlässigt blieb, nachdem die erste Beschreibung derselben durch Goldfuss gegeben worden war, und dass auch über deren zoologische Stellung grosse Unklarheit herrschte: man hielt die Stromatoporen bald für Foraminiferen, bald für Schwämme oder Korallen, und erst spät wurden deren Beziehungen zu den Hydrozoen zuerst von Lindström erkannt und hinreichende Nachweise für diese Auffassung von Carter geliefert. Andere werthvolle Beiträge zur Kenntniss wurden von Bargatzky, F. Römer, v. Rosen, E. Solomko und Anderen geliefert, und vor Allem ist eine sehr ausgedehnte Monographie der Stromatoporen von H. Nicholson im Erscheinen begriffen, welche sehr bedeutendes Material aus den verschiedensten Gegenden in gründlicher Weise vorzuführen begonnen hat. Wir folgen hier wesentlich der Darstellung von Nicholson, welcher in der Einleitung zu seinem Werke schon alle allgemeineren Verhältnisse besprochen hat.[1])

Die Stromatoporoiden sind Formen mit in der Regel massivem oder lamellenförmigem, seltener incrustirendem oder dendroidischem Gerüste, häufig an der Unterseite mit einer Epithek versehen. In dem Aufbaue des Skeletes lassen sich bald mit grosser Deutlichkeit, bald nur in Andeutungen zweierlei Elemente unterscheiden; das eine sind senkrecht zur Oberfläche stehende Pfeiler, welche häufig solid und undurchbohrt, häufig aber auch hohl und von einem Mittelcanal durchzogen sind; im letztern Falle ist dieser Canal oft durch Querlamellen abgetheilt, »tabulirt«. Das zweite Element des Aufbaues bilden hori-

---

[1]) Zahlreiche Angaben über die ganze Literatur der Stromatoporiden erscheinen überflüssig, da alle Angaben in dieser Richtung in dem vor Kurzem erschienenen Hefte des grossen Werkes von Nicholson enthalten sind: Monograph of the British Stromatoporoids. Palaeontographical Society, 1885.

zontale, der Oberfläche parallele Fasern oder Platten, welche bei typischer Entwicklung in gewissen Zwischenräumen auftreten und so eine Menge paralleler Platten bilden, deren zur Oberfläche parallele, im Grossen concentrische Anlage bei einer Menge von Exemplaren sehr deutlich hervortritt.

Diese Entwicklungsart, welche bei den verbreitetsten und charakteristischesten Stromatoporoiden auftritt,[1]) bezeichnet Nicholson als den Hydractinoidentypus und stellt ihm den Milleporoidentypus gegenüber, bei welchem die horizontalen und verticalen Elemente des Gerüstes so enge miteinander verbunden sind, dass sie ein gleichmässiges, netzförmig durchbrochenes Skelet bilden, in welchem die einzelnen Bestandtheile nur schwer zu unterscheiden sind. In den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Kalktheilen verlaufen wurmförmig gekrümmte, aber doch der Hauptsache nach radial gegen die Oberfläche gerichtete Canälchen, vermuthlich die Wohnräume der Einzelindividuen, welche Canälchen durch mehr oder weniger zahlreiche Querlamellen tabulirt sind.

---

[1]) In erster Linie ist das bei jenen häufigsten Formen der Fall, welche man in der Regel mit dem Namen *Stromatopora concentrica* zu belegen pflegte; neuerdings hat jedoch Nicholson durch Untersuchung der Goldfuss'schen Originale gezeigt, dass diese eine andere, dem Milleporoidentypus angehörige Art darstellen. Für das bisher allgemein als *Stromatopora concentrica* bezeichnete Fossil hat Nicholson den Namen *Actinostroma clathratum* gegeben, und dieses ist der bezeichnendste Vertreter der Stromatoporoiden.

Die Eintheilung der Stromatoporoiden nach Nicholson ist folgende:

Stromatoporoiden.

I. Hydractinoide Gruppe.

1. Actinostromiden. Mit rechtwinkeliger Anlage der Horizontal- und Verticalelemente des Skelets. Ohne Zellräume für die Einzelindividuen.
   Actinostroma, Clathrodictyon, Stylodictyon (?).
2. Labechiden. Horizontallamellen nicht deutlich entwickelt, Skelet blasig, ohne Zellräume für die Einzelindividuen.
   Labechia, Rosenella, Beatricea (?), *Dictyostroma* (?).

II. Milleporoide Gruppe.

1. Stromatoporoiden. Horizontal- und Verticalelemente des Skelets zu einem gleichartigen netzförmigen Gewebe angeordnet. Skeletelemente fein porös. Zellräume für die Einzelindividuen vorhanden, tabulirt.
   Stromatopora, Stromatoporella, Parallelopora, Syringostroma.
2. Idiostromiden. Gerüst meist cylindrisch, oft ästig, seiner ganzen Länge nach von einer tabulirten grossen Axenröhre durchzogen, welche seitlich tabulirte Ausläufer aussendet. Skelet gleichmässig netzförmig. Zellräume für die Einzelindividuen vorhanden.
   Idiostroma, Hermatostroma, Amphipora, Stachyodes.

Manches in dieser Eintheilung mag noch einer Aenderung bedürfen, und namentlich bezeichnet Nicholson selbst die Familie der Idiostromiden nur als eine provisorische. Jedenfalls aber erhalten wir auf diesem Wege eine gute Uebersicht über den heutigen Stand unserer Kenntnisse.

Wohnräume dieser oder verwandter Art treten bei sehr vielen Stromatoporoiden auf, anderen fehlen sie dagegen, und zwar sind es vorwiegend die deutlich lamellar gebauten Formen, bei welchen das letztere der Fall ist. Ausser den gewöhnlichen Zellräumen, welche, wenn vorhanden, stets sehr klein sind, kommen aber bei einer Anzahl von Stromatoporoiden auch einzelne grössere Röhren vor, welche von den kleineren vollständig abweichen; es ist also wie bei so manchen anderen Hydrozoen ein ausgesprochener Dimorphismus vorhanden. Die Art und Weise, in welcher diese grösseren Zellröhren ausgebildet sind, erscheint sehr wechselnd, und es stellen sich mannigfach sehr bemerkenswerthe Verhältnisse ein. Ein ziemlich häufig wiederkehrender Fall, welcher bei vielen Idiostromiden auftritt, ist der, dass die ganze Stromatoporoidencolonie cylindrische oder baumförmige Gestalt annimmt, und dass die Axe derselben von einem grösseren, durch Querböden abgetheilten Canale eingenommen wird, von dem andere Röhren ästig abzweigen. Mit den grösseren tabulirten Canälen stehen bisweilen blasenförmige Hohlräume, ebenfalls oft mit Böden versehen, in Verbindung *(Idiostroma capitatum);* diese Blasen werden mit den Ampullen der lebenden Milleporen verglichen. Bei anderen wieder *(Idiostroma oculatum)* sind grössere, senkrecht zur Oberfläche stehende Röhren vorhanden, welche in der Nähe ihrer Mündung eine selbstständige Wandung besitzen, diese aber weiter nach innen verlieren und hier sich gegen die Skeletzwischenräume zwischen den einzelnen Lamellen öffnen. Bei *Hermatostroma Schlüteri* endlich sind ebenfalls grössere, mit Querboden versehene Röhren vorhanden, welche senkrecht zur Oberfläche stehen und sich gegen diese öffnen; hier hat aber jede dieser Röhren in ihrem ganzen Verlaufe eine eigene Wandung, sie endet blind nach unten und hat keinerlei Verbindung mit den übrigen Hohlräumen innerhalb des Skeletes. Diese grösseren Zellen und Röhren werden von Nicholson als die Wohnräume von abweichend geformten Geschlechtsindividuen betrachtet, und diese Auffassung hat gewiss Wahrscheinlichkeit für sich.

Eine eigenthümliche Bildung, welche bei sehr vielen Stromatoporoiden auftritt, aber nicht für bestimmte Gattungen charakteristisch ist, sind die sogenannten Astrorhizen, seichte, oft sich verzweigende Rinnen, welche sternförmig von zahlreichen Centren auf der Oberfläche der Stöcke ausgehen und sich oft auch in der Tiefe auf den einzelnen Lamellen wiederholen. Sie werden mit den verzweigten Cönosarkgruben verglichen, welche auf der Oberfläche der Hydractiniengerüste auftreten.

Blicken wir auf den Bau der Stromatoporoiden zurück, so ergibt sich, dass sie mit den lebenden Hydractinien und Milleporen entschiedene Verwandtschaft zeigen, und fast von selbst drängt sich die Vermuthung auf, dass diese jüngeren Typen von jenen abstammen, und dass die *Hydractinia*-ähnlichen Stromatoporen die Vorfahren der Hydractinien, die *Millepora*-ähnlichen die Ahnen der Milleporen gewesen seien. Die positiven Anhaltspunkte für eine solche Auf-

fassung sind aber denn doch noch sehr gering, und wir können dieselbe noch nicht als eine wissenschaftlich begründete Hypothese bezeichnen. Jedenfalls aber muss diese Frage bei künftigen Forschungen und namentlich bei Untersuchungen über verwandte Typen der jüngeren paläozoischen und der mesozoischen Formationen stets im Auge behalten werden; wir werden jedenfalls auf diesem Wege Material zur Entscheidung in einem oder anderem Sinne erhalten.

Ehe wir die Betrachtung der Stromatoporen verlassen, müssen wir uns noch mit einer sehr merkwürdigen Erscheinung, mit der Bildung der sogenannten Caunoporen, befassen. Als Gattung *Caunopora* beschrieb Phillips vor langer Zeit Fossilien, bei welchen in einer gleichsam ein Cönenchym bildenden Stromatoporenmasse in grosser Zahl regelmässig vertheilte Röhren auftreten; diese Röhren zeigen in ihren Merkmalen mit gewissen Korallen aus der Abtheilung der Tabulaten, namentlich mit *Syringopora* und *Aulopora* grosse Uebereinstimmung (Fig. 75). F. Römer sprach zuerst die Ansicht aus, dass man es nicht mit einem einheitlichen Organismus zu thun habe, sondern dass von Tabulaten »durchwachsene« Stromatoporen vorliegen, dass also eine selbstständige Gattung *Caunopora* nicht existirt; allerdings haben sich mehrfache Zweifel an dieser Auffassung erhoben, allein nach allen bisherigen Erfahrungen, namentlich nach den neuesten Untersuchungen und Darstellungen von Nicholson kann kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass die Caunoporen keine selbstständige Gruppe darstellen, sondern dass man nur von caunoporisirten Stromatoporen sprechen kann. Ganz genau dieselben Arten der Gattungen *Stromatopora* und *Stromatoporella* kommen bald mit, bald ohne *Caunopora*-Röhren vor, so dass es durchaus unmöglich ist, zwei so vollständig übereinstimmende Gerüste als wesentlich verschieden voneinander zu betrachten.

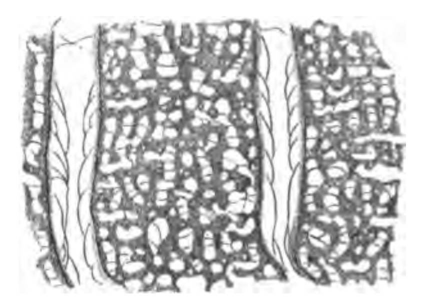


Fig. 75. Caunoporisirtes Exemplar von *Stromatoporella laminata* aus rheinischem Mitteldevon, nach Nicholson.

Wenn man nun aber auch diese Thatsache als sicher feststehend betrachten darf, so kann doch noch nicht mit voller Sicherheit angegeben werden, in welchem Verhältnisse die *Caunopora*-Röhren zu dem umgebenden *Stromatopora*-Gerüste stehen. Die verbreitetste und jedenfalls auch die wahrscheinlichste Ansicht ist die, dass eine Erscheinung von sogenanntem Commensalismus, eine Art Wirthschaftsgenossenschaft zweier ganz verschiedenartiger Organismen, eines Stromatoporiden und einer an *Aulopora* und *Syringopora* sich anschliessenden tabulaten Koralle vorliege; in einer beginnenden Stromatoporencolonie siedelt sich die junge Tabulate an, sie vermehrt ihre Röhren in

der bekannten Art durch Stolonenbildung, und diese wachsen in demselben Maasse nach oben, wie dies bei der umgebenden Stromatoporencolonie der Fall ist.

Als die wichtigsten Anhaltspunkte für diese Auffassung führt Nicholson in seiner jüngsten Zusammenstellung zunächst die Aehnlichkeit der *Caunopora*-Röhren mit Syringoporen und Auloporen an, ferner das stete Vorhandensein einer eigenen Wandung und das Fehlen jeder Verbindung zwischen den *Caunopora*-Röhren und den Interlaminarräumen des Stromatoporenstockes, während eine solche nach der Analogie mit anderen Hydrozoengerüsten entschieden zu erwarten wäre, wenn die *Caunopora*-Röhren wirklich zu demselben Organismus gehören würden. (Vergl. übrigens *Hermatostroma Schlüteri,* S. 340.)

Allerdings stehen dem auch nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen; so findet man nach Nicholson in den englischen Wenlockschichten sehr häufig Auloporenstöckchen, die sich auf Stromatoporen angesiedelt haben, ohne dass es zu einer Caunoporenbildung gekommen wäre, und ebenso trifft man im rheinischen Devon Syringoporen und Auloporen ganz von Stromatoporen umwuchert, ohne regelmässige Caunoporenbildung. In manchen Schichten findet man massenhaft Syringoporen und Auloporen mit Stromatoporen zusammen, ohne dass eine Caunoporisirung der letzteren stattfände, während an anderen Orten eine Menge von Caunoporen vorkommen, aber keine Spur von freien Syringoporen oder Auloporen. Vor Allem aber ist von Wichtigkeit, dass die *Caunopora*-Röhren zwar im Allgemeinen mit den Syringoporen und Auloporen übereinstimmen, aber doch nicht so vollständig, dass man angeben könnte, welche bestimmte Art einer dieser beiden letztgenannten Gattungen die *Caunopora*-Röhren geliefert hat, ja im Allgemeinen ist der Durchmesser der Zellen von *Caunopora* erheblich kleiner als derjenige von *Syringopora* und *Aulopora*.

Es ist richtig, dass keiner dieser Einwürfe von entscheidender Bedeutung ist; es können die Auloporen bei der Caunoporisirung in ihrem Wachsthum beeinflusst werden und zurückbleiben u. s. w., aber es sind das doch nicht zu unterschätzende Schwierigkeiten für die Annahme des Commensalismus, und sie lassen es sehr begreiflich erscheinen, dass man nach einer andern Erklärung gesucht hat. Nicholson hat, indem er das Stattfinden eines Commensalismus als die wahrscheinlichste Erklärung betrachtet, doch auf eine andere Möglichkeit in dieser Beziehung hingewiesen, welche jedenfalls in hohem Grade beachtenswerth ist. Er macht nämlich darauf aufmerksam, dass die Annahme nicht ganz ausgeschlossen ist, wornach Caunoporenröhren und Stromatoporen doch organisch zusammengehören, aber nicht in der Art, dass die Caunoporen eine selbstständige Sippe bilden, sondern dass sie »Zustände der Stromatoporen« darstellen. Einzelne Colonieen von Stromatoporen würden darnach *Caunopora*-Röhren als Wohnstätten der Geschlechtsthiere entwickeln, andere nicht; wir hätten es also mit einer sehr weitgehenden Form von Dimorphismus zu thun.

Für diese Auffassung lassen sich all die Verhältnisse, als Stützen anführen, welche der Annahme des Commensalismus als Schwierigkeiten entgegenstehen, und man wird noch in der Beschaffenheit der Röhren von *Hermatostroma* und anderen Idistromiden eine Bestätigung finden können. Immerhin aber sind diese Argumente noch zu schwach, um diese Auffassung wahrscheinlich zu machen. Vor Allem aber müssen wir uns vergegenwärtigen, zu welch' überaus weittragenden Schlüssen über Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnisse verschiedener Abtheilungen der Cölenteraten wir auf diesem Wege geführt würden. Wenn wir annehmen, die *Caunopora*-Röhren seien die Geschlechtszellen, welche bei manchen Colonieen der verschiedensten Gattungen der Stromatoporen und Stromatoporellen auftreten, so ändert das doch ganz und gar nichts an der auffallenden Uebereinstimmung jener Röhren mit gewissen Tabulaten, welche nicht nur in der äusseren Form, in der Vermehrung durch Stolonen, in dem Vorhandensein und der Beschaffenheit der Böden, sondern auch in einem den Hydrozoen sonst ganz fremden Merkmale, in dem Auftreten der Septaldornen begründet ist, welche Nicholson bei einzelnen Caunoporen beobachten konnte.

Die Caunoporen würden sich dann durch ihre grossen Röhren eben so eng an Syringoporen und Auloporen anschliessen wie durch den Rest ihres Gerüstes an die Stromatoporen; wir würden gezwungen sein, Syringoporen und Auloporen als lediglich von Geschlechtsthieren gebildete Colonieen zu betrachten, die aber demselben Verwandtschaftskreise angehören wie Stromatoporen und Caunoporen. Wir können uns das durch einen wenigstens einigermassen analogen Fall unter den lebenden Hydrozoen vergegenwärtigen; wir haben einerseits Hydroidpolypen, andererseits Hydromedusen als weit voneinander verschiedene Formen, die aber dadurch miteinander verbunden sind, dass an einem Polypenstock sich Medusenknospen entwickeln. In ähnlicher Weise wären die contrastirenden Formen der Syringoporen und Stromatoporen durch ihr Zusammenvorkommen in den Caunoporen verbunden. Diese Erwägungen würden uns dazu führen, auf die Ansicht von L. Agassiz zurückzugehen und Syringoporen und Auloporen mit den Hydrozoen in Verbindung zu bringen; allein die Syringoporen stehen wieder mit den anderen Tabulaten in Verbindung, und unter diesen finden sich Formen mit zwölf mächtig entwickelten, bis zum Centrum der Zellen reichenden Septen, also mit ebensovielen Mesenterialfalten, und wir kämen demnach dazu, hier Bindeglieder zwischen Hydrozoen und Korallen anzunehmen.

Wir sehen, zu welch' gewagten Folgerungen wir fortgerissen werden, sobald wir die Caunoporenröhren irgendwie in organische Verbindung mit den Stromatoporen zu bringen suchen, und das mahnt naturgemäss zu doppelter Vorsicht, ehe man an der Römer'schen Deutung zu rütteln wagt; es mag aber auch die Aussicht auf so merkwürdige Ergebnisse Manchen zu erneuter Untersuchung der Caunoporen anspornen. So lange aber die thatsächliche Grundlage an Beobachtungen nicht sehr wesentlich geändert und erweitert wird, ist

an einen Beweis für die Einheitlichkeit der Caunoporen nicht zu denken und bleibt die Annahme eines Falles von Commensalismus die einzige, wenn auch noch nicht ganz befriedigende Lösung.

Graptolithen.

Wir schliessen an die Betrachtung der Cölenteraten noch eine kurze Schilderung einer uralten und schon seit Beginn der Devonformation ausgestorbenen Gruppe von Fossilien, der Graptolithen, an, über deren Organisation und verwandtschaftliche Beziehungen wir noch durchaus ungewiss sind; unter den verschiedenen Vermuthungen, welche über diesen Gegenstand ausgesprochen worden sind, hat jetzt wohl diejenige die meiste Verbreitung und die zahlreichsten Anhänger, welche die Graptolithen als Cölenteraten und als nahe Verwandte der jetzt lebenden Sertularien bezeichnet. Ohne den Werth der für diese Ansicht beigebrachten Belege zu überschätzen, folgen wir derselben wenigstens so weit, dass wir die Graptolithen (oder Rhabdophoren) an dieser Stelle bei den Hydrozoen einreihen, und behalten es uns vor, auf die Prüfung der Beweise für diese Auffassung zurückzukommen.

Wenn man ein Stück schwarzen, silurischen Schiefers betrachtet, bemerkt man oft auf der Oberfläche eigenthümliche Zeichnungen, welche mit schwach metallischem Schimmer sich von der matten Gesteinsfärbung abheben; in grosser Menge liegen diese sägezähnigen, geraden, gekrümmten oder spiralig aufgerollten Linien auf den Schieferplatten zerstreut, allerdings oft in einer Erhaltung, welche eine sichere Deutung schwierig macht, indem sie nur durch ein schwaches, kohliges oder mineralisches Häutchen in ihren Umrissen angedeutet sind (Fig. 76). In andern Gesteinen dagegen ist die Erhaltung oft eine weit bessere, und dann gelingt es, sich über den Bau dieser eigenthümlichen Körper genauere Rechenschaft zu geben; wir finden dann, dass die uns erhaltenen Theile aus einem hornigen (chitinösen) Skelete bestehen, welches in verschiedener Anordnung zahlreiche Zellen trägt. Bei den einfachsten Formen sehen wir eine gerade oder gebogene, feste, stabförmige Axe, welche auf einer Seite von einem hohlen Canale begleitet wird; dieser trägt an der der Axe entgegengesetzten Seite

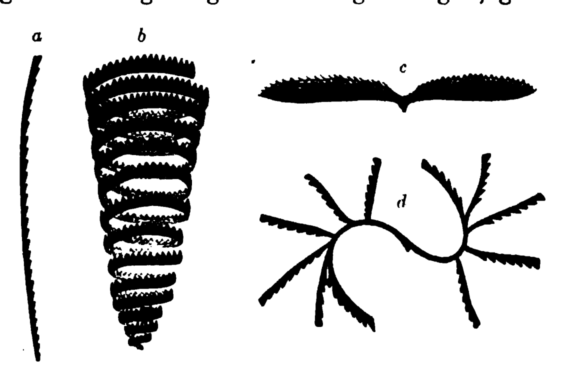


Fig. 76. Verschiedene Graptolithen, nach Zittel. *a Monograptus Nilsoni, b Monograptus turriculatus, c Didymograptus pennatulus, d Coenograptus gracilis.*

eine dichtgedrängte Reihe von Zellen, welche alle nach unten mit dem Canale in offener Verbindung stehen; dieser einfachste und häufigste Typus bildet die Gattung *Graptolithes (Monograptus, Monoprion)*, während Vorkommnisse mit sehr schwacher Axe und verhältnissmässig sehr grossen, langgestreckten und von einander entfernten Zellen als *Rastrites* bezeichnet werden.

Bei anderen Formen entspringen von einem dolchförmigen, zellenlosen Anfangsstücke *(Sicula)* zwei oder mehrere zellentragende Axen, die sich nach zwei Seiten symmetrisch ausdehnen oder verzweigen und von denen jede eine Reihe von Zellen trägt; bei wieder anderen ist die Axe zu beiden Seiten von zellentragenden Canälen umgeben *(Diplograptus)*, ja die Zellen können sogar in vier Reihen längs der Axe auftreten. Einige zeigen statt der stabförmigen Anordnung eine blattförmige Ausdehnung, während bei *Dictyonema* und seinen Verwandten keinerlei Axe vorhanden ist, sondern ein Netzwerk von horniger Beschaffenheit die Zellen trägt.

Wenn man sich von den Beziehungen der Graptolithen zu anderen näher bekannten Thieren Rechenschaft geben will, so können unter den sehr verschiedenen Formengruppen, die man zum Vergleiche herangezogen hat, nur zwei in Betracht kommen, die Hydrozoen und die Bryozoen, deren Bekanntschaft wir noch später machen werden. Für Verwandtschaft mit den Hydrozoen spricht, abgesehen von einer gewissen äusseren Aehnlichkeit mit manchen Repräsentanten der letzteren, namentlich das Vorhandensein einer gemeinsamen Röhre, aus welcher alle Zellen hervorgehen; allerdings kommt eine solche Bildung auch bei Bryozoen vor, doch ist sie hier auf eine einzige kleine Gruppe von Formen beschränkt (Ctenostomen); ausserdem wird noch angeführt, dass bei einigen zweizeiligen Graptolithen zu beiden Seiten an den Zellen eigenthümliche Fortsätze erscheinen, welche als Geschlechtsknospen und deren Hüllen (»Gonophoren« und »Gonangien«) betrachtet werden, wie sie bei den Hydroiden auftreten; wenn diese Auffassung sich bestätigt, so würde dies allerdings für die Zugehörigkeit an dieser Stelle sprechen, doch sind die bis jetzt bekannt gewordenen Exemplare, an welchen eine solche Erscheinung sichtbar ist, nach der Abbildung durchaus nicht in einer Weise erhalten, dass eine sichere Deutung möglich erschiene.

Auf der anderen Seite bildet vor Allem das Vorhandensein der stabförmigen, festen Axe, welche allen echten Hydroiden durchgehends fehlt, einen ziemlich gewichtigen Grund gegen die Einreihung bei diesen letzteren und spricht eher für Beziehungen zu den Bryozoen, seitdem man unter diesen eine Gattung mit ähnlicher Axenbildung kennen gelernt hat *(Rhabdopleura)*; allein auch für eine Annäherung an die Bryozoen lassen sich gerade keine sehr schwerwiegenden Gründe anführen, und namentlich der Umstand, dass letztere stets festgewachsen sind, die Graptolithen dagegen sicher freilebende Geschöpfe waren, spricht ziemlich entschieden gegen eine solche Auffassung.

Wir sehen, dass die Bemühungen, die Graptolithen einer bestimmten Abtheilung der jetzt noch lebenden Thiere anzuschliessen, bis jetzt von keinem endgiltigen Erfolge gekrönt sind; es ist möglich und fast wahrscheinlich, dass sie den Hydroiden verwandt waren, allein auch das Vorhandensein von Beziehungen zu den Bryozoen kann nicht bestritten, allerdings auch ebensowenig behauptet werden. Neben diesen beiden ist aber noch eine dritte Möglichkeit vorhanden, welche mehr, als zu geschehen pflegt, berücksichtigt werden sollte, die Möglichkeit nämlich, dass die Graptolithen einen selbstständigen und vollständig ausgestorbenen Stamm des Thierreiches darstellen, der keine nahen Verwandten in der jetzigen Lebewelt aufzuweisen hat. Bei der Mehrzahl der Paläontologen herrscht das Bestreben, jede noch so aberrante Form aus sehr alten Ablagerungen an irgend einen lebenden Typus möglichst eng anzuschliessen und ihn so in das naturhistorische System, wie es aus der heutigen Schöpfung abgeleitet ist, einzuschieben. Ohne Zweifel beruht diese Tendenz auf der ganz berechtigten Anschauung, dass wir jene uralten Formen nur im Anschluss an die vollständig bekannten Thiere der Jetztzeit verstehen und würdigen können, allein nur zu oft haben sich Forscher durch diese Rücksicht dahin führen lassen, Verwandtschaft auch da nicht nur zu suchen, sondern auf recht vage Analogien hin als bestimmt anzunehmen, wo durchaus kein hinreichender Grund dafür vorhanden ist. So verhält es sich auch mit den Graptolithen; wir sehen diesen Stamm in den ältesten versteinerungsführenden Formationen sich mächtig entfalten, er erlischt aber schon im unteren Devon, ohne mit irgend welchen gleichzeitig lebenden Typen, die uns erhalten sind, auch nur die geringste Verwandtschaft zu zeigen; unter diesen Umständen muss es im höchsten Grade gewagt scheinen, die Graptolithen nach einer ziemlich flüchtigen Aehnlichkeit an die Seite der Sertularien zu stellen, die wir nur lebend kennen, und die von den jüngsten Graptolithen durch eine ungeheure Kluft von ungezählten Jahrmillionen getrennt sind. Es ist zwar die Möglichkeit vorhanden, dass sich die Graptolithen an bestimmte jetzt lebende Formen, an Sertularien oder Bryozoen anschliessen, aber es ist nicht der Schatten eines Beweises für diese Annahme vorhanden. Weit wahrscheinlicher ist es, dass wir es mit einer Abtheilung zu thun haben, welche ausgestorben ist, ohne eine abgeänderte Nachkommenschaft hinterlassen zu haben, mit einer Abtheilung, von der wir durchaus nicht wissen und wohl auch nie wissen werden, ob ihr der Formwerth einer Ordnung, einer Classe oder selbst eines der grossen Haupttypen des Thierreiches zukommt.

Die so vielfach verbreitete Tendenz, alle fossilen Formen in das System der jetzt lebenden Typen einzupassen, veranlasst nicht nur oft genug im Einzelnen gezwungene und höchst unsichere, ja wahrscheinlich falsche Deutungen, sondern sie gibt uns auch im Allgemeinen eine falsche Vorstellung von der Entwicklung der Organismenwelt. Sie führt zu der unrichtigen Annahme grosser Einförmigkeit, in der Weise, dass uns die Paläontologie mit keiner Formen-

gruppe bekannt machen soll, welche nicht in die grossen für die jetzt lebenden Organismen aufgestellten Hauptabtheilungen eingereiht werden könnte. Diese oft wiederholte Behauptung ist durchaus unerwiesen und wohl auch unerweisbar und stützt sich lediglich auf die zu weitgehende Neigung, alle Fossilien wohl oder übel in das Fachwerk der einmal gegebenen Systematik einzuzwängen.

Ein richtiges Verständniss der Organisation der Graptolithen ist wenigstens für jetzt ausgeschlossen, und dadurch verliert deren nähere Betrachtung sehr stark an paläontologischem Interesse; um so wichtiger werden dieselben dagegen für den Geologen, nicht nur wegen ihres massenhaften Vorkommens während eines beschränkten Zeitabschnittes, sondern noch in weit höherem Grade, weil die einzelnen Graptolithenformen für die Charakterisirung der einzelnen Silurhorizonte von grösster Bedeutung sind. Die neueren Untersuchungen der englischen und scandinavischen Geologen ergeben, dass wenigstens für das nordwestliche Europa, wahrscheinlich aber ganz allgemein die Angehörigen dieser Abtheilung die besten und verlässigsten Leitfossilien zur Charakterisirung der einzelnen kleineren Horizonte im obersten Cambrium und im Silur abgeben; durch genaue Untersuchung ihrer Gestalt und ihrer Lagerung erhalten wir die Möglichkeit, hier eine weit schärfere Scheidung von Zonen durchzuführen und diese auf weitere Strecken zu verfolgen und zu vergleichen. Zunächst ergaben die Arbeiten von Hopkinson, Nicholson und namentlich von Lapworth, dass in den Theilen der britischen Inseln, in welchen Obercambrium und Silur wesentlich aus Graptolithen führenden Thonschiefern zusammengesetzt sind, man sechs Hauptabtheilungen unterscheiden kann, deren jede durch das vorwiegende Auftreten gewisser Gattungen und Gattungsgruppen ausgezeichnet ist; innerhalb dieser grösseren Schichtgruppen lassen sich wieder sehr viele engere Horizonte voneinander trennen. Schon die grosse Beständigkeit dieser kleinen Unterabtheilungen innerhalb der britischen Inseln musste in Staunen versetzen, aber noch merkwürdiger wurde die Sache, als sich die Wiederkehr derselben Verhältnisse auch in Scandinavien erkennen liess. Namentlich in Schonen, wo die Graptolithenschichten grosse Entwicklung finden, liessen die Untersuchungen von Linnarson dieselben Verhältnisse in grösseren Zügen erkennen, und Tullberg wies eine ausserordentlich grosse Menge einzelner Zonen nach, welche in den Hauptzügen merkwürdige Uebereinstimmung mit der Gliederung der britischen Vorkommnisse zeigen. Auch für manche andere Gegenden liegen Andeutungen eines ähnlichen Verhaltens vor, und man darf von der weiteren Verfolgung dieser Studien eine überaus wichtige Förderung des Verständnisses der altpaläozoischen Ablagerungen erwarten. So interessant dieser Gegenstand aber auch ist, so liegt derselbe doch dem Inhalte dieses Werkes zu ferne, als dass wir weiter darauf eingehen könnten, und es genügt, hier beiläufig auf die geologische Bedeutung der Graptolithen aufmerksam gemacht zu haben.

4. Capitel. Echinodermen.

Die Echinodermen. — Schilderung eines Seeigels als Typus. — Eintheilung der Seeigel, Palaëchinoiden. — Uebergänge zwischen Palaëchinoiden und Euechinoiden. — Die regulären Seeigel. — Uebergänge zu den irregulären Seeigeln. — Gnathostomen. — Atelostomen. — Verbreitung der Seeigel. — Beziehungen der Seeigel zu den Cystideen. — Die Cystideen. — Seesterne. — Vermuthliche Stammformen der Seesterne und Seeigel. — Die Blastoideen. — Die Crinoiden. — Crinoiden und Cystideen. — Paläocrinoiden und Neocrinoiden. — Eintheilung der Crinoiden. — Beispiele der Hypascocrinen. — Beispiele der Epascocrinen. — Natürliche Verwandtschaft der Echinodermenstämme. — Phylogenetische und ontogenetische Entwicklung der Echinodermen. — Die Wohnstätten der Echinodermen und der Charakter der Tiefseefaunen.

Die Echinodermen.

Das erste Ziel, welches den Paläontologen bei seinen Untersuchungen leitet und leiten muss, ist die Erforschung der Form- und Organisationsverhältnisse der Geschöpfe und der grossen Entwicklungsgesetze, welche deren Erscheinen und Aufeinanderfolge beherrschen. Allein daneben wird doch auch fast bei Jedem, der sich mit derartigen Arbeiten beschäftigt, noch ein anderes Gefühl treibend und aneifernd wirken, die Freude an den schönen und merkwürdigen Naturkörpern, die ihn beschäftigen, die Lust an der Beobachtung jener reizvollen Mannigfaltigkeit und Zierlichkeit, mit der die Natur verschwenderisch selbst ihre niedrigsten Geschöpfe ausgestattet hat. Der Beitrag, den der einzelne Mann zu der Lösung und Förderung der grossen, das Hauptziel bildenden Probleme zu leisten vermag, ist in der Regel ein so geringer, dass nur Wenige sich der Entmuthigung entziehen könnten, wenn ihnen der Genuss, den die Vertiefung in die Formenpracht der verschiedenen Geschöpfe bietet, nicht reiche Entschädigung böte.

Keine Abtheilung der fossilen Thiere ist in dieser Beziehung anziehender als der Typus der Echinodermen oder Stachelhäuter; die zierliche Täfelung, die reiche, bis in die kleinsten Einzelheiten ausgeführte Oberflächenverzierung, die Porenzonen eines Seeigels, die Mannigfaltigkeit seiner Stacheln, das merkwürdig gegliederte Skelet eines Seesternes, die Formenpracht der Seelilien oder Crinoiden, deren wunderbarer Kelch sich blumenartig auf schlankem Stiele wiegt, all' das sind Gegenstände, die kein mit Sinn für Naturbetrachtung

begabter Mensch ohne eine mit der Vertiefung in den Gegenstand stets wachsende Bewunderung sehen kann.

Allein nicht nur die Schönheit, auch das grosse Interesse des Gegenstandes hat dazu geführt, dass über die Echinodermen mit grösster Vorliebe die vielseitigsten Untersuchungen gemacht worden sind. Bei wenigen anderen Formengebieten können wir den Zusammenhang der einzelnen grösseren und kleineren Abtheilungen so genau verfolgen; namentlich für den Paläontologen ist es im höchsten Grade günstig, dass hier die kalkigen, der Erhaltung fähigen Harttheile von einer Menge von Poren, Ausschnitten, Oeffnungen durchsetzt sind, die für den Durchtritt wichtiger Organe dienen, so dass wir aus diesen Resten auch auf die Beschaffenheit der Weichtheile wichtige Schlüsse ziehen können.

Diese günstigen Verhältnisse verleihen dem Studium der Echinodermen ausserordentliche Wichtigkeit; bei keiner anderen der grossen Abtheilungen des Thierreiches finden wir so günstige Gelegenheit, einen Ueberblick über die Gesammtentwicklung eines mächtigen, in uralte Zeit zurückgreifenden Stammes zu erhalten, zu prüfen, ob die Thatsachen mit den Forderungen der Abstammungslehre in Uebereinstimmung stehen, und an einem praktischen Beispiele zu zeigen, was in dieser Richtung die paläontologische Forschung zu leisten im Stande ist, welche Grenzen ihr durch die Lückenhaftigkeit der Ueberlieferung und den Erhaltungszustand der Fossilreste gezogen sind.

Wenn wir ein Lehrbuch der Zoologie aufschlagen, so finden wir darin die Angabe, dass die Echinodermen Thiere von vorherrschend fünfstrahligem Baue, mit verkalktem, oft stacheltragendem Hautskelet, mit gesondertem Darm- und Gefässapparat, mit Nervensystem und Ambulacralcanälen sind. Diese Merkmale bekunden eine sehr viel höhere Entwicklung, als wir sie bei den Cölenteraten kennen gelernt haben; vor Allem die Sonderung und hohe Entwicklung von Darm und Gefässen, zu denen als ein durchaus neues Organ das sogenannte Ambulacralsystem tritt, bezeugen einen sehr bedeutenden Fortschritt; da überdies die Hartheile der Stachelhäuter als Hautskelet eine sehr wesentlich andere Rolle spielen als diejenigen der Korallen und Hydroiden, so ist der ganze Bau ebenso wie die äussere Erscheinung von derjenigen der Cölenteraten aufs Wesentlichste verschieden. Dazu kommt noch, dass die individuelle Entwicklung, die Form der Larven bei allen Echinodermen eine sehr nahe übereinstimmende und von derjenigen der Cölenteraten sehr stark abweichende ist.

Trotzdem hat man lange Zeit hindurch nach dem Vorgange von Cuvier beide grosse Abtheilungen allgemein in einen Typus der Strahlthiere oder Radiaten zusammengefasst und auch jetzt noch findet diese Anschauung manche Anhänger; die Mehrzahl der Zoologen und Paläontologen hat sich jedoch der Anschauung von Leuckart angeschlossen, welcher beiderlei Thiere

als die Vertreter zweier selbstständiger Typen auffasst. In der That kann bei der sonst sehr bedeutenden Verschiedenheit dem einen gemeinsamen Merkmale, dem Vorhandensein eines strahligen Baues, keine so hohe Bedeutung zugemessen werden, dass er eine Vereinigung genügend rechtfertigen könnte. Wollte man der radiären Anordnung solchen Werth beilegen, so wäre es nur logisch, auf der andern Seite auch die zweiseitig, »bilateral-symmetrisch« gebauten Thiere auf Grund dieses dem ersteren gleichwerthigen Merkmales als einen Typus zusammenzufassen, der dann in der naturwidrigsten Weise Insecten, Krebse, Spinnen, die verschiedenen Formen der Weichthiere und die ganze Menge der Wirbelthiere, nämlich Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugethiere umfassen würde.

Eine so überaus grosse Bedeutung kann dem strahligen Baue umsoweniger beigemessen werden, als derselbe bei den Cölenteraten und Echinodermen grossentheils nicht streng durchgeführt erscheint. Unter den ersteren sind, wie wir oben gesehen haben, die Tetrakorallier symmetrisch, und denselben Charakter zeigt auch wenigstens die erste Anlage des Kelches bei den Hexakoralliern; die Larven aller Stachelhäuter sind zweiseitig gebaut, und auch die ausgewachsenen Thiere zeigen bald eine leichte Hinneigung, bald einen ganz ausgesprochenen Uebergang zur zweiseitigen Symmetrie.

Ein Blick auf das Formengebiet der Echinodermen rechtfertigt deren Absonderung vollständig; in keiner der grossen Hauptabtheilungen des Thierreiches begegnen wir wieder einem so zähen Festhalten an dem Grundplane des Aufbaues bei der weitgehendsten Veränderlichkeit in der äusseren Gestalt und der Einzelausbildung der Organe; keine zeigt sich so gut begrenzt, so vollständig in sich abgeschlossen wie diese. In jedem anderen Typus sind Formen vorhanden, bei denen es trotz genauer Kenntniss des ganzen Baues zweifelhaft erscheinen kann, ob sie demselben zugerechnet werden sollen oder nicht; nur bei den Stachelhäutern gibt es nicht ein Vorkommen, bei dem sich nur das geringste Bedenken in dieser Richtung erheben könnte, da bei den wenigen Ausnahmen, die in dieser Hinsicht genannt werden könnten, die Ungewissheit nur daher rührt, dass man es mit ungenügend erhaltenen und untersuchten Resten aus den ältesten Perioden der Erdgeschichte zu thun hat.

Dieser Umstand, die scharfe Abgrenzung der Echinodermen allen anderen Thieren gegenüber, ist wohl eine Folge des hohen Alters ihres Stammes, denn schon in uralten Ablagerungen treten sie uns in bedeutendem Formenreichthum entgegen, ja man kann sagen, dass die Mannigfaltigkeit derselben schon im Silur eine grössere ist als in irgend einer späteren Ablagerung.

Das merkwürdigste Organ der Echinodermen und zugleich dasjenige, welches allen zukömmt und bei keinem andern Thiere in ähnlicher Weise auftritt, ist das Ambulacral- oder Wassergefässsystem, welches ganz mit wässeriger Flüssigkeit erfüllt und für den Lebenshaushalt von grösster Wichtigkeit ist.

Um den Schlund legt sich ein ringförmiger Canal, von dem fünf weitere Canäle nach den fünf Hauptrichtungen des Körpers ausstrahlen; diese verzweigen sich und haben zahlreiche kleine, schlauchförmige Anhänge, die sog. Ambulacralfüsschen, welche durch Poren und Oeffnungen nach der Aussenseite des kalkigen Hautskelets durchtreten; mit ihnen stehen oft im Innern zusammenziehbare Blasen, die »Ampullen«, in Verbindung, durch deren Contraction die Ambulacralfüsschen geschwellt werden können. Am Ende dieser Füsschen sind kleine Saugplatten angebracht, durch die sie sich an irgend einen fremden Körper anheften können, und so dienen dieselben als Bewegungswerkzeuge, als Greiforgane zum Fassen von Beute u. s. w.

Das Ringgefäss des Ambulacralsystems ist gewöhnlich mit einem oder seltener mehreren besonderen Canälen versehen, den sogenannten Steincanälen, durch welche sie mit dem Wasser des Meeres in Verbindung stehen und ihren Inhalt zu erneuern vermögen;[1]) dieser Steincanal endet bei der Mehrzahl mit einer siebförmig durchbohrten Platte, der Madreporenplatte, durch welche Meerwasser unmittelbar eintreten kann.

Dass dieselben Verhältnisse, wie sie die Anatomie an den lebenden Formen lehrt, auch bei den fossilen Typen vorhanden waren, zeigen uns die Poren für die Ambulacralfüsschen und die Madreporenplatte, die wir auch an versteinerten Kalkgerüsten finden. Schon die Anordnung des Kalkes in dem Skelet ist bei den fossilen Echinodermen eine so ausserordentlich charakteristische, dass ein ganz kleines, im Gestein steckendes Bruchstück fast immer genügt, um zu zeigen, dass man es mit einem Angehörigen dieses Typus zu thun hat; die Echinodermen sind nämlich dadurch ausgezeichnet, dass sie beim Versteinerungsprocesse ein überaus deutliches, grosskrystallinisches Gefüge annehmen, so dass an jedem Bruche deutlich die Krystallflächen des Kalkspathes hervortreten, wie das bei keiner andern organischen Form in so ausgezeichneter Weise stattzufinden pflegt. Es ist bekannt, dass der krystallisirte Kalkspath nach gewissen Richtungen leicht theilbar ist, in der Art, dass man durch Spalten aus einem jeden Krystallfragment Stücke von einer bestimmten Form, sogenannte Rhomboëder, herausschälen kann. Auch alle Echinodermen spalten sehr deutlich nach den Flächen dieses Rhomboëders, und es genügt in der Regel, mit dem Hammer einen Schlag auf einen fossilen Crinoidenstiel oder Seeigelstachel zu führen, um eine glänzend spiegelnde Krystallfläche zu erhalten. Dabei tritt das merkwürdige Verhältniss ein, dass in der Längserstreckung des Stachels oder Stieles stets die krystallographische Axe des Spaltungsrhomboëders liegt, so dass der Bruch eines solchen Stückes stets nach einer genau vorherzubestimmenden, schrägen Richtung

[1]) Bei den Holothurien hängt der Steincanal in die Leibeshöhle hinein und nimmt von hier aus Flüssigkeit auf.

erfolgt. Jedes Täfelchen, jeder Stachel, jedes Stielglied entspricht einem krystallographischen Kalkspathindividuum von eigenthümlicher Orientirung.

Der Umstand, dass bei fossilen Echinodermen diese Eigenthümlichkeit stets ausgezeichnet hervortritt, weist natürlich darauf hin, dass dieselbe schon in der Structur der Skelettheile bei den lebenden Individuen begründet sei. Bei diesen finden wir allerdings keinen massiv kalkigen Bau, sondern hier bestehen die Hartheile aus einem sehr feinen, netzförmigen Gewebe von Kalkspath, in dessen Maschen organische Bestandtheile gelagert sind. Der Kalkspath besitzt auch beim lebenden Thiere dieselbe krystallographische Orientirung, wie das schon von Haidinger hervorgehoben wurde;[1]) da aber der Kalk hier nicht allein die ganze Masse ausmacht, so tritt die Erscheinung bei Weitem nicht so deutlich hervor; trotzdem aber gelingt es oft, dieselben Rhomboëderflächen zu erzielen. Bei der Fossilisation wird natürlich die organische Substanz zerstört, und es lagert sich nun neuer kohlensaurer Kalk an ihre Stelle ein, der sich in derselben krystallographischen Orientirung wie der schon vorhandene anordnet, und auf diese Weise kommt der eigenthümliche Erhaltungszustand der versteinerten Echinodermenreste zu Stande. Die feine, netzförmige Structur geht dabei in der Regel nicht ganz verloren, wenn sie auch häufig durch die Krystallbildung an Deutlichkeit verliert, in vielen Fällen dagegen lässt sie sich auch hier im Dünnschliff unter dem Mikroskope sehr deutlich erkennen.

In der Jetztwelt sind die Stachelhäuter durch vier Hauptgruppen oder Classen vertreten, die Crinoiden oder Seelilien, Echinoiden oder Seeigel, Asteroiden oder Seesterne und die Holothurien oder Seewalzen; von diesen sind die letzten zur fossilen Erhaltung wenig geeignet, da sie kein festes, zusammenhängendes Skelet besitzen; der Körper wird bei ihnen von einer zähen, lederartigen Haut umhüllt, in welcher feine, nur unter dem Mikroskop genau erkennbare Kalkkörperchen eingelagert sind. In Folge dessen ist das, was wir über die Holothurien der Vorzeit wissen, überaus dürftig; vereinzelte, winzige Kalkkörperchen aus dem Jura, vielleicht auch aus Trias und Kohlenkalk nähern sich den entsprechenden Gebilden der lebenden Holothurien so sehr, dass die Existenz solcher mindestens bis in die Zeit der Juraformation zurück als erwiesen gelten kann. Selbstverständlich ist uns durch die unvollständige Erhaltung auch jede Möglichkeit entzogen, uns auf paläontologischem Wege über die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Thiere zu orientiren, und wir brauchen uns daher mit denselben nicht weiter zu befassen.

Anders verhält es sich mit den drei anderen Classen, welche wir bis ins Silur, ja die Crinoiden sogar bis in uralte cambrische Bildungen zurückverfolgen

[1]) Haidinger, Ueber neue Pseudomorphosen. Abhandlungen der böhm. Gesellschaft der Wissenschaften in Prag, 3. Folge, Bd. II, 1841, S. 21. — In ausgezeichneter Weise lässt sich die rhomboëdrische Spaltbarkeit z. B. an den mächtigen Stacheln eines lebenden *Heterocentrotus* beobachten.

können, wenn auch unter sehr wesentlich verschiedenen Verhältnissen; die Crinoiden erreichen den Höhepunkt ihrer Entwicklung schon in der paläozoischen Zeit und sind von da an bis jetzt in steter Abnahme begriffen; in unseren Meeren existiren nur mehr wenige Gattungen, welche bis auf eine einzige, *Comatula* oder *Antedon,* auf die grösseren Tiefen beschränkt sind und nur wenige Arten zählen. Ein ganz anderes Bild zeigen uns die Seeigel; spärlich in den ältesten Bildungen vertreten, erheben sie sich in der mesozoischen Zeit zu ausserordentlicher Blüthe, um in der Kreideformation die höchste Stufe der Mannigfaltigkeit zu erreichen, von der sie in Tertiär und Jetztzeit wieder etwas herabgesunken sind. Die Seesterne endlich scheinen in der Jetztzeit den grössten Formenreichthum zu entwickeln, während sie in der Vorzeit ziemlich spärlich vertreten sind.

Ausserdem begegnen wir noch in der paläozoischen Zeit zwei ausgestorbenen Echinodermenclassen, den Cystideen und Blastoideen, von denen namentlich die ersteren von grösster Wichtigkeit sind, da sie den ursprünglichen Grundtypus der Echinodermen am reinsten bewahrt zu haben scheinen[1]) und gleich den Crinoiden schon in der cambrischen Zeit vorkommen; schon im unteren Silur erreichen sie ihre stärkste Verbreitung, im Obersilur sind sie merklich im Abnehmen begriffen, während Devon und Kohlenformation nur ganz vereinzelte Vertreter mehr aufzuweisen haben. Ganz anders verhalten sich die Blastoideen oder Knospenstrahler, deren erste Spuren nicht früher als im Obersilur zu finden sind und die schon in der Kohlenformation wieder verschwinden; hier haben wir es offenbar mit einem minder bedeutenden und rasch wieder verschwindenden Seitenzweige zu thun, während die Cystideen einen uralten Stamm

---

[1]) Die Echinodermen zerfallen in folgende Classen:

1. Cystideen. Erscheinen in der cambrischen Formation und erlöschen in der Kohlenformation.
2. Blastoideen. Vom oberen Silur bis zur Kohlenformation.
3. Crinoiden oder Seelilien. Von der cambrischen Formation bis heute.
4. Asteroiden oder Seesterne. Untersilur bis heute.
5. Echinoiden oder Seeigel. Untersilur bis heute.
6. Holothurien oder Seewalzen. Kohlenformation (?), Trias (?), Jura bis heute.

Die gestielten Crinoiden, Cystideen und Blastoideen sind als Pelmatozoen zusammengefasst und den übrigen Classen, den Echinozoen, gegenübergestellt worden, eine Gruppirung, die in gewisser Hinsicht richtig ist, aber der Thatsache nicht hinlänglich Rechnung trägt, dass die Cystideen auch Uebergangsformen enthalten, welche zu Seesternen und Seeigeln hinüberführen (vergl. unten). Ob die ganz irregulären und, wie es scheint, einfachen Lobolithen oder Camarocrinen wirklich, wie Barrande annimmt, eine besondere Classe der Echinodermen bilden, lässt sich bei unserer noch überaus geringen Kenntniss dieser seltsamen Formen durchaus nicht entscheiden; ebensowenig kann die von Hall gegebene Deutung als erwiesen betrachtet werden; vorläufig sind uns diese Formen noch räthselhaft. Vergl. Barrande, Système Silurien du Centre de la Bohême, vol. VII, 1, Cystidées, pag. 1.

darstellen; seine Blüthe liegt vermuthlich in jener frühen Urzeit, aus der uns keinerlei deutliche fossile Ueberreste überliefert sind.

Schilderungen eines Seeigels als Beispiel.

Wer schon in seichtem Meere an einer felsigen Küste gebadet hat, dem sind auch die dunklen, stachelbedeckten, kugeligen Gestalten der Seeigel aufgefallen, und wäre es auch nur deswegen, weil man an vielen Stellen beim Aufsetzen des Fusses stets Sorge tragen muss, auf keines der dornigen Thiere zu treten und sich zu verletzen. Nimmt man eines dieser Geschöpfe aus dem Wasser und betrachtet es etwas näher, so gelingt es allerdings nicht sofort, sich von dem merkwürdigen Baue des reich verzierten Gehäuses zu überzeugen, man erblickt nur das Chaos der wirr durcheinander gesträubten Stacheln; man muss diese von einem todten und getrockneten Exemplare entfernen, um die ganze Bildung in ihrer vollen Pracht bewundern zu können.

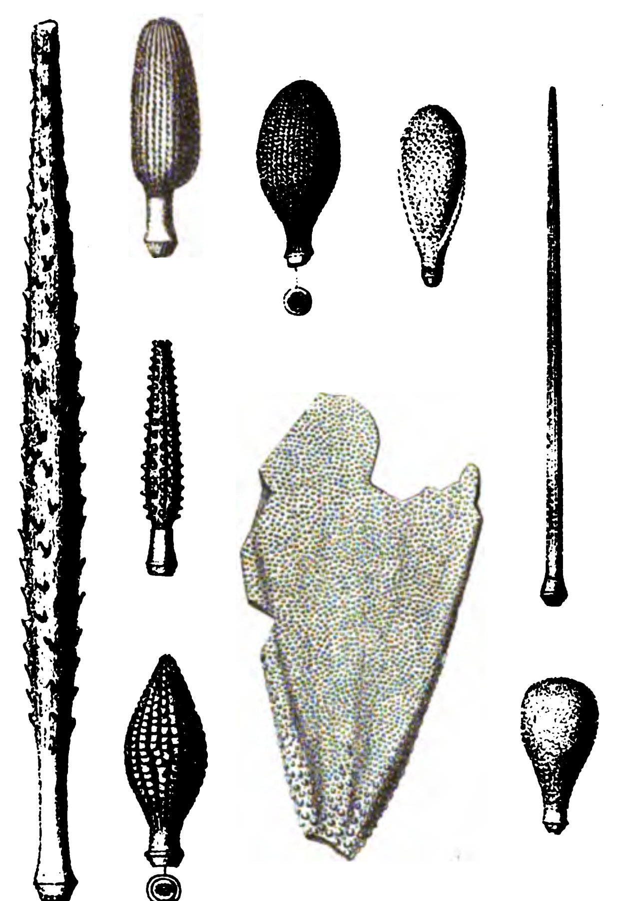


Fig. 77. Radiolen verschiedener Seeigel, nach Desor.

Schon die Stacheln oder Radiolen bieten ausserordentliche Mannigfaltigkeit; während sie bei einigen nur eine dünne Bekleidung aus schwachen, kurzen, borstenartigen Stäbchen bilden, haben andere kurze, kräftige Dornen; im Gegensatze zu dieser verhältnissmässig schwachen Entwicklung finden wir aber bei vielen Formen Radiolen von ganz gewaltigen Dimensionen, deren Länge sogar in manchen Fällen den Durchmesser des Körpers mehrfach

übertreffen kann; bei *Heterocentrotus* z. B. sehen wir einen wahren Wald gewaltiger Stäbe, welche die Schale so vollständig verdecken, dass man sich von aussen von dem Umriss und der Beschaffenheit dieser gar keine Vorstellung machen kann.

Wie in der Grösse, zeigen die Radiolen auch in der Gestalt auffallende Verschiedenheit; cylindrische, kugelige, prismatische, keulige, sägeförmige, ja selbst plattige Gebilde treten auf, so dass der Name »Stacheln« für viele derselben unpassend wird; am unteren Ende haben alle einen verdickten Kopf, welcher ausgehöhlt ist und mit dieser vertieften Gelenkfläche auf einer Warze der Schale aufsitzt; über dem Kopfe erhebt sich bei manchen eine dünne Partie, der Hals, auf den dann der Körper der Radiole folgt (Fig. 77). Diese eigenthümlichen Fortsätze, zwischen denen noch eigenthümlich geformte kleine Zangen, die Pedicellarien,[1] auf der Schale sitzen, dienen namentlich als Schutzmittel gegen Feinde, bei manchen sind sie aber auch im Stande, durch ihre Bewegung Ortsveränderung zu bewirken, ja die Arbacien sollen auf ihren Stacheln »schnell und geschickt wie auf Stelzen laufen«.

Weit merkwürdiger noch und mannigfaltiger ist der Bau der Schale; fassen wir eine der regelmässigsten und normalsten Formen, eine *Cidaris* ins Auge (Fig. 78), wie sie sich in zahlreichen Arten in unseren Meeren finden, vor Allem aber in Jura- und Kreideformation in Menge vorkommen, so sehen wir einen Körper von mehr oder weniger stark abgeplatteter Kugelgestalt, ein abgeflachtes Sphäroid vor uns; die Axe dieses Sphäroids bildet gleichzeitig die Axe, um welche der fünfzählige Bau sich strahlig gruppirt. Zwei grössere Oeffnungen sind an den beiden Polen vorhanden, oben für den After, unten für den Mund. Von der einen zur andern sieht man fünf schmale, etwas wellig gebogene Streifen in regelmässigen Abständen voneinander verlaufen, welche von zahlreichen, für den Durchtritt der Ambulacralfüsschen dienenden Poren durchsetzt sind. Bei genauerer Betrachtung gewahrt man sofort, dass in diesen Streifen, den »Ambulacralzonen«, die feinen Poren nicht regellos zerstreut sind, sondern an den beiden Rändern derselben zu zwei Doppelreihen, den »Fühlergängen« oder »Porenzonen«, angeordnet sind, während die Mitte der Ambulacralzone, die »interporifere Zone« oder »Binnenzone«, zwar mit feinen Stachelwarzen bedeckt, aber ohne Poren ist.



Fig. 78. *Cidaris coronata* aus dem oberen Jura Württembergs; von oben, mit erhaltenem Scheitelapparat. Nach Quenstedt.

[1]) Neuerdings sind an einem jurassischen *Pelanechinus* die Pedicellarien fossil gefunden worden. Vergl. T. Groom in Quart. Journ. Geol. Soc., 1887, pag. 703.

Die Ambulacralzone bei *Cidaris* scheint bei den meisten Exemplaren auf den ersten Blick aus einem Stücke zu bestehen, bei günstig erhaltenen Stücken überzeugt man sich jedoch, dass sie aus einer sehr grossen Anzahl von Täfelchen zusammengesetzt ist, deren jedes zwei von den Ambulacralporen trägt; sie sind zu zwei Reihen in der Weise angeordnet, dass sich immer die Spitze eines Plättchens einer Reihe zwischen zwei der anderen Reihe einschiebt.

Diese fünf schmalen ambulacralen Zonen oder »Radien« werden durch breite Räume voneinander getrennt, welche keine Ambulacralporen besitzen und nach ihrer Lage zwischen den Ambulacren als Interambulacralzonen oder Interradien bezeichnet werden; diese bestehen aus wenigen sehr grossen Tafeln, die ebenfalls zu zwei ineinander greifenden Reihen angeordnet sind, und von denen jede eine grosse Hauptstachelwarze und um diese herum eine grössere Zahl untergeordneter kleiner Warzen trägt.

Wir sehen also, dass fünf ambulacrale und fünf interambulacrale Zonen, jede aus zwei Tafelreihen bestehend, im Ganzen also zwanzig vom Mund zum After verlaufende Tafelreihen das Gehäuse von *Cidaris* zusammensetzen; dabei greifen die Reihen der ambulacralen Täfelchen zickzackförmig ineinander ein und ebenso diejenigen der interambulacralen; dagegen stossen da, wo Ambulacra und Interambulacra sich berühren, die Reihen in einer annähernd geraden Linie aneinander und in Folge dessen haben alle Täfelchen fünfeckige Gestalt.[1]) Es ist das ein Merkmal von allergrösster Bedeutung, indem diese Zahl der Reihen, wie die Form der Tafeln das Hauptmerkmal bildet, wodurch die zwei Hauptabtheilungen der Seeigel, die sogenannten Euechinoiden und Palaëchinoiden, wesentlich gekennzeichnet werden.

Da die fünf ambulacralen und die fünf interambulacralen Zonen in gleichen Abständen voneinander stehen, so ist es natürlich, dass eine Ebene, die von der Axe einer *Cidaris* (oder jedes anderen Seeigels) durch die Mittellinie eines Ambulacrums gelegt wird, auf die andere Seite der Axe verlängert, ein Interambulacrum schneidet; jede solche Ebene, deren überhaupt fünf möglich sind, liegt auf der einen Seite des Seeigels ambulacral oder in einem Radius, auf der andern interambulacral oder in einem Interradius; die einander gegenüberliegenden Meridiane sind also stets ungleichnamig.

Die grossen Stachelwarzen, welche auf den interambulacralen Tafeln von *Cidaris* stehen, sind in der Weise gebaut, dass ein halbkugeliger Warzenkopf oder Gelenkkopf, dem der Stachel unmittelbar aufsitzt, sich über einer Auftreibung des Gehäuses erhebt, welche die Form eines abgestutzten Kegels hat; der Gelenkkopf zeigt bei vielen Seeigeln in seiner Mitte ein Grübchen (durchbohrte Stachelwarzen), oft ist die obere Kante des abgestumpften Kegels und der untere, etwas eingeschnürte Theil (Hals) des Gelenkkopfes

---

[1]) Abgesehen von unregelmässig verzerrten Vorkommnissen.

mit Einschnitten versehen (gekerbte Stachelwarzen); bei unserer *Cidaris coronata* haben wir durchbohrte, ungekerbte Stachelwarzen. Der abgestumpfte Kegel ist seinerseits von einem ganz glatten, warzenfreien »Hofe« umgeben, um den sich ein etwas erhöhter Ring mit ganz einfachen, sehr kleinen Warzen (»Miliarwarzen«) legt. Zwischen den zwei Typen von Warzen, die wir hier kennen lernen, finden sich bei anderen Seeigeln alle möglichen Uebergänge, indem erst Hof und Miliarring verschwinden, dann auch der abgestumpfte Kegel zurücktritt, bis der Gelenkkopf unmittelbar auf der Schalenfläche aufsitzt, ein Vorgang, der mit starker Grössenabnahme verbunden ist.

Als ein wichtiges Gesetz verdient hervorgehoben zu werden, dass bei allen Seeigeln jede Hauptstachelwarze der interambulacralen Zonen stets nur einem Täfelchen angehört und nie von einer Naht geschnitten wird, ein Verhalten, das sich bei den Formen mit breiten Ambulacren und grossen Stachelwarzen auf denselben bezüglich dieser letzteren nicht wiederholt.

Von den zwei grossen Oeffnungen, welche, an beiden Polen des Sphäroids in dem von ambulacralen und interambulacralen Platten gebildeten Gehäuse noch frei bleiben, wird die eine, auf der Unterseite (Bauchseite) gelegene zunächst von dem sogenannten Peristom oder der Mundmembran eingenommen; es ist das eine den Mund umgebende Membran, mit zahlreichen Kalktäfelchen von ähnlicher Beschaffenheit, wie sie die Schale zusammensetzen, die aber nicht fest zusammenhängend, sondern gegeneinander beweglich, schuppig gelagert sind; in der Fortsetzung der ambulacralen Zonen des Gehäuses liegen hier ebenfalls Doppelreihen von ambulacralen Täfelchen, während in den interambulacralen Partien wenigstens stellenweise mehr als zwei Reihen von Täfelchen auftreten. Beim Wachsthum der jungen *Cidaris* werden neu sich bildende Platten stets an der dorsalen Seite, am Rande der Afterlücke eingeschoben, und diese drängen die älteren Tafeln gegen den Mund zu nach abwärts, so dass die ältesten derselben endlich auf die Mundmembran hinausgeschoben werden, ein Vorgang, der bei *Cidaris* und ihren nächsten Verwandten ausgezeichnet hervortritt, während bei anderen Seeigeln andere Verhältnisse herrschen (Fig. 79).

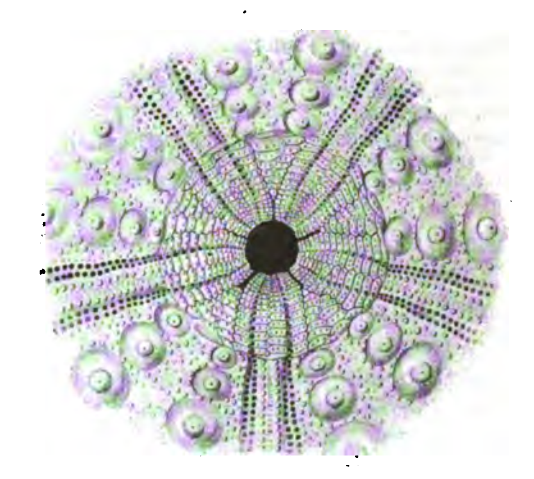


Fig. 79. Peristom einer lebenden *Cidaris*, nach J. Müller.

Im Centrum des Peristoms befindet sich der Mund, der bei vielen Seeigeln mit sehr kräftigen Kauorganen, einem complicirten Gebisse ausgestattet ist;

der Hauptsache nach besteht dieses aus fünf Kieferpaaren, deren jedes einen langen, schmalen, meisselförmigen Zahn umschliesst; diese Stücke legen sich in der Weise aneinander, dass sie ein glockenartiges Gebilde mit durchbrochenen Wänden, »die Laterne des Aristoteles«[1]) bilden, und stützen sich auf eigenthümliche Fortsätze am Innenrande der Schale, die Ohren oder Auriculae, welche bisweilen durch einen speciellen Ring miteinander in Verbindung gesetzt sind.



Fig. 80. Normaler Scheitelapparat eines regulären Seeigels, nach Cotteau. Einige Subanalplättchen liegen in der centralen Afterlücke; diese wird zunächst von fünf grosseren Tafeln umgeben, den Genitaltafeln, von denen die rechts oben gelegene grösser als die anderen ist und siebförmige Durchbohrung zeigt; sie stellt die Madreporenplatte dar. In den Winkeln zwischen den Genitaltafeln liegen die kleinen Augentäfelchen, an welchen die Ambulacra beginnen.

Auch auf der oberen, dorsalen oder Rückenseite ist in der Mitte eine grosse runde Oeffnung in dem von den ambulacralen und interambulacralen Zonen gebildeten Gehäuse. In dieser liegt der sogenannte Scheitelapparat oder Apex und in der Mitte derselben der After (vergl. die Abbildung von *Cidaris coronata* oben). Von den Theilen des Scheitelapparates, der bei fossilen *Cidaris*-Arten nur selten erhalten ist, sind vor Allem zehn Platten von Wichtigkeit; in der Fortsetzung der interambulacralen Zonen liegen zunächst fünf grosse Platten, die Genitaltafeln oder Eiertafeln, welche meist einen geschlossenen Kranz bilden, und von denen jede von einem grossen, deutlichen Porus durchsetzt wird, welcher für den Durchtritt der Fortpflanzungsstoffe, der Eier und des Samens dient (Fig. 80). Fünf andere kleinere Täfelchen liegen in der Endigung der Ambulacra und schalten sich meist in untergeordneter Weise in die Fugen zwischen den Genitaltafeln ein, während sie in anderen Fällen, besser entwickelt, diese auseinanderdrängen und mit ihnen zusammen einen Kranz bilden (Fig. 78). Auch diese letzteren, kleineren, radial gelegenen Plättchen sind durchbohrt und dienen für den Durchtritt eines Organes, welches als Auge gedeutet wird und den Täfelchen den Namen der Ocellar- oder Augentäfelchen verschafft hat.

Innerhalb dieses Kreises, welchen die zehn Hauptstücke des Scheitelapparates bilden, liegen dann zahlreiche kleine Plättchen, welche bei verschiedenen Cidariden eine sehr verschiedene Anordnung zeigen; bei den meisten lebenden Formen sind sie ganz regellos gelagert, bei einigen jedoch ist eine gewisse Gesetzmässigkeit zu erkennen, indem wenigstens ein regelmässig zehnzähliger Kranz unmittelbar an die Genitalplatten anstösst und erst im Innern desselben die übrigen Stücke ohne erkennbare Gesetzmässigkeit sich zusammendrängen; bei den sehr wenigen Cidariden aus älteren Ablagerungen endlich, bei welchen wir diese »subanalen« Täfelchen kennen, sind sie zu zwei regelmässigen, genau oder annähernd zehnzähligen Kränzen angeordnet (vgl. oben S. 355, Fig. 78);

[1]) Nicht »Laterne des Diogenes«, wie man seltsamerweise bisweilen liest.

es wird dadurch die Vermuthung angeregt, dass diese Bildung die ursprüngliche, die ordnungslose Anhäufung eine secundäre, erst später erworbene sei, eine wichtige Frage, für deren Lösung wir noch später Anhaltspunkte erhalten werden.

In der Mitte des Scheitels ist die Afteröffnung gelegen, wie in Mitte der Bauchseite der Mund, und zwischen diesen beiden Polen gruppiren sich alle bisher besprochenen Theile zu einem fünfstrahligen Baue von vollendetster Regelmässigkeit. Allein so auffallend uns diese Erscheinung beim ersten Anblick entgegentritt, so fügen sich doch diesem Gesetz nicht alle Organe des Körpers; schon unter den Weichtheilen sind einige, namentlich Herz und Steincanal nur einmal vorhanden, ohne in der Axe zu liegen, und bedingen dadurch eine Abweichung von dem rein strahligen Baue. Aber auch an der Schale ist dasselbe Verhältniss zu erkennen, wenn man den Scheitelapparat einer schärferen Prüfung unterwirft; man gewahrt nämlich, bald mehr bald weniger deutlich, dass eine der Genitaltafeln etwas anders gebaut und meist auch grösser ist als die übrigen; man sieht an derselben ausser dem grossen Genitalporus noch eine feine, siebartige Durchbohrung; diese zarten Oeffnungen führen zu dem Wasserversorger des Ambulacralsystems, dem Steincanal; es dient also diese eine Genitaltafel auch gleichzeitig als Madreporenplatte, und wir sehen also darin auch schon äusserlich eine Abweichung vom fünfstrahligen Baue, deren grosse Bedeutung noch später besprochen werden soll (vergl. Fig. 80).

Eintheilung der Seeigel, Palaëchinoiden.

Wir haben *Cidaris* als Typus der Schilderung gewählt, weil sie sehr klare und regelmässige Verhältnisse zeigt, sie ist aber weder eine der geologisch ältesten, noch die Grundform der Echinoiden.[1])

---

[1]) Die Seeigel lassen sich in folgender Weise eintheilen:

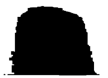
I. Palaëchinoiden, mit mehr oder weniger als zwanzig Tafelreihen. Silur bis Trias (Kreide?).

A. Cystocidariden, mit zahlreichen unregelmässig gelagerten Interambulacraltäfelchen; After excentrisch, mit Verschlusspyramide. Silur.

B. Bothriocidariden, mit nur fünfzehn Tafelreihen; After central. Silur.

C. Perischoëchinoiden. Mehr als zwanzig Tafelreihen; After central. Silur bis Trias (Kreide?).

1. Lepidocentriden, mit dünnen, schuppig beweglichen Täfelchen. Devon und Kohlenformation.
2. Melonitiden. Täfelchen nicht schuppig; mit zahlreichen Plattenreihen in den ambulacralen Zonen. Kohlenkalk.
3. Palaëchiniden (im engeren Sinne). Täfelchen nicht schuppig, nur zwei Tafelreihen in den Ambulacren, Interambulacraltafeln ohne grosse Stachelwarzen. Silur bis Perm.
4. Archäocidariden, wie die vorige Abtheilung, aber mit grossen Stachelwarzen. Devon bis Trias (Kreide?).



Die ältesten Cidariden finden sich in der permischen Formation, aber schon in weit älteren Ablagerungen begegnen uns Seeigel, wenn auch selten, so doch in grosser Mannigfaltigkeit, und Repräsentanten derselben treten uns schon im unteren Silur entgegen; der ganze erste Hauptabschnitt in der Geschichte organischen Lebens, die paläozoische Zeit liefert uns Echinoiden, die sich von

---

II. Euechinoiden, mit zwanzig Plattenreihen. Perm bis heute.
- A. Regulares. Mund und After central; Mund mit Kiefergebiss. Perm bis heute.
    1. Cidariden. Ambulacralzonen schmal, Mund ohne Einschnitte, Interambulacraltafeln mit sehr grossen Stachelwarzen. Trias bis heute.
    2. Glyphostomen. Ambulacralzonen breit, Mund mit Einschnitten. Perm bis heute.
        - a) Diadematiden. Ambulacralporen in einer Doppelreihe. Perm bis heute.
        - b) Echiniden. Ambulacralporen in complicirter Anordnung. Jura bis heute.
    3. Saleniden, wie die Diadematiden, aber der After ist durch eine oder mehrere subanale Tafeln aus dem Centrum des Scheitelapparates gedrängt. Jura bis heute.
    4. Echinothuriden. Den Diadematiden verwandt, aber mit schuppig beweglichen Tafeln. Kreide bis heute.
- B. Irregulares Gnathostomi. After excentrisch, Mund mit Kiefergebiss. Jura bis heute.
    1. Pygasteriden (Galeritiden, Echinoconiden). Ambulacra bandförmig, Mund mit Einschnitten. Jura, Kreide, Tertiär (?).
    2. Conoclypeiden. Ambulacra schwach petaloidisch, langgestreckt, ambulacrale Zonen ziemlich schmal. Kreide und Tertiär.
    3. Clypeastriden. Interambulacralzonen schmal, Ambulacra breit petaloidisch oder subpetaloidisch, Gehäuse im Innern mit kalkigen Pfeilern, Mund gerundet. Obere Kreide bis heute.
- C. Irregulares Atelostomi. After excentrisch, Mund ohne Kiefergebiss. Jura bis heute.
    1. Cassiduliden. Mund central oder subcentral, oft mit Floscellus. Jura bis heute.
        - a) Echinonei. Ambulacra bandförmig, Mund ohne Floscellus. Jura bis heute.
        - b) Cassidulinen. Ambulacra petaloidisch oder subpetaloidisch, Mund meist mit Floscellus. Jura bis heute.
    2. Dysasteriden. Mund excentrisch, eckig, Scheitelapparat zerrissen, Ambulacra bandförmig. Jura und Kreide.
    3. Ananchytiden. Mund excentrisch, Ambulacra bandförmig, Scheitelapparat nicht zerrissen. Kreide bis heute.
    4. Spatangiden. Ambulacra petaloidisch, Mund excentrisch; häufig mit Fasciolen. Kreide bis heute.
        - a) Paläostominen. Mund fünfeckig. Kreide bis heute.
        - b) Spatanginen. Mund zweilippig. Kreide bis heute.
    5. Pourtalesiaden (nur lebend bekannt).

denjenigen der späteren Perioden fast durchgehends in einem sehr wichtigen Merkmale unterscheiden. Während mit verschwindend geringen Ausnahmen alle Seeigel der späteren Formationen die bei *Cidaris* geschilderte Zahl von zwanzig meridianalen Tafelreihen besitzen, haben die paläozoischen Vertreter fast alle eine andere Zahl, und zwar in der Regel mehr, in einem Falle weniger als zwanzig Tafelreihen, und dieser Unterschied ist für wichtig genug gehalten worden, um danach die ganze Menge der Seeigel in zwei Hauptabtheilungen zu bringen, die Euechinoiden mit zwanzig und die Palaëchinoiden mit einer andern Anzahl von Plattenreihen.[1])

Man könnte glauben, dass der angegebene Unterschied in der Zahl der Tafelreihen, welche von Pol zu Pol verlaufen, nur bei sehr gut erhaltenen Exemplaren zu bemerken sei, wie sie in paläozoischen Schichten nicht eben häufig vorkommen; allein dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall, sondern es gibt ein sehr einfaches Mittel, sich darüber schon an einzelnen Tafeln zu orientiren. Wie schon früher erwähnt wurde, greifen da, wo zwei Ambulacral- oder zwei Interambulacralreihen aneinander stossen, die Tafeln der beiden Reihen mit den Spitzen ineinander ein, wo dagegen ungleichnamige Reihen, d. h. eine ambulacrale an eine interambulacrale stösst, findet etwas Derartiges nicht statt, sondern die Platten sind hier senkrecht abgestutzt. Da nun bei Euechinoiden jede Zone nur zwei Tafelreihen enthält, muss hier jede Tafel auf einer Seite senkrecht abgestutzt, auf der andern zugespitzt, d. h. sie muss fünfeckig sein; bei Palaëchinoiden dagegen, wo mehr als zwei Reihen in einer Zone, ja in den interambulacren deren meist fünf oder mehr vorhanden sind, müssen auch Tafeln vorkommen, die auf beiden Seiten zugespitzt, also sechsseitig sind, und in Folge dessen genügt das Vorkommen eines regelmässig sechseckigen Täfelchens, um das Vorhandensein eines Palaëchinoiden zu beweisen (vergl. unten die Abbildung von *Palaëchinus*).

Manche Palaëchinoiden unterscheiden sich von den Euechinoiden hauptsächlich durch die grössere Zahl der Tafelreihen in den Interambulacren, welche meist fünf oder mehr beträgt; so verhält es sich z. B. bei der Gattung *Archaeocidaris,* welche gleich *Cidaris* auf jeder Interambulacraltafel eine einzige sehr grosse Stachelwarze trägt, ferner bei *Palaëchinus* und seinen Verwandten, bei welchen die Interambulacren nur granulirt sind. Bei anderen nimmt auch die Zahl der Ambulacralreihen zu, so dass bei den extremsten Formen die Tafelreihen in grosser Menge auftreten; bei *Melonites* aus dem Kohlenkalke z. B. sind

---

[1]) Ausnahmen bilden *Hypodiadema* und *Eocidaris* im Perm, *Tiarechinus* in der Trias, *Tetracidaris* in der Kreide. *Anaulocidaris,* die früher als ein Palaëchinoide der Trias angeführt wurde, ist bisher nur in Radiolen bekannt, deren auffallend platte Gestalt zur Verwechslung mit Interambulacraltafeln veranlasste. Vergl. Neues Jahrbuch für Mineralogie etc., 1884, Bd. II, S. 132.

deren im Ganzen 70—80 wenigstens um den Aequator des Gehäuses herum vorhanden, während sie gegen die beiden Pole zu bedeutend abnehmen (Fig. 81). Zu diesen Abweichungen in der Zahl gesellen sich sehr eigenthümliche Veränderungen in der Lagerung der Tafeln gegeneinander; während bei den gewöhnlichen Seeigeln die einzelnen Tafeln in der Regel fest und unbeweglich aneinander stossen, stellen sich hier zahlreiche Formen ein, deren Platten mit abgeschrägten Rändern dachziegelartig übereinandergreifen, so dass offenbar an Stelle der starren Form eine freiere Beweglichkeit der Schale und somit des ganzen Umrisses trat, wie sie in der Jetztzeit nur mehr bei den Echinothuriden (vergl. unten) vorhanden ist.

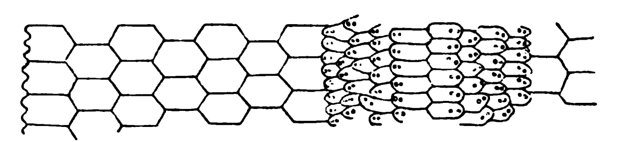


Fig. 81. Stück einer ambulacralen und einer interambulacralen Zone von *Melonites* aus dem amerikanischen Kohlenkalke, nach F. Römer.

Weniger in die Augen fallend, aber vielleicht von grösserer Bedeutung ist die Entwicklung des Scheitelapparates; während einigen die Augentäfelchen

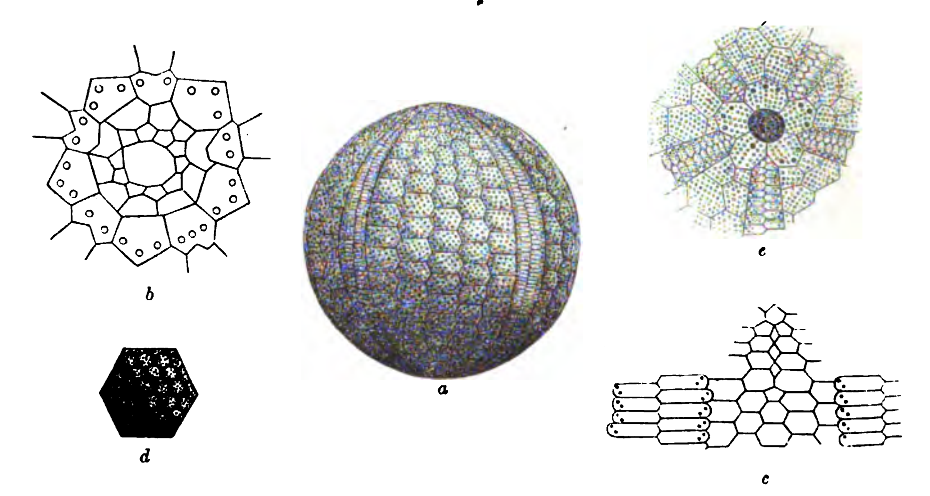


Fig. 82. *a* Vollständiges Exemplar von *Palaëchinus elegans* aus dem irischen Kohlenkalke. *b* Scheitelapparat desselben. *c* Eine Gruppe von Täfelchen. *d* Eine Interambulacraltafel, vergrössert. *e* Scheitelapparat von *Typhlechinus sphaericus* aus dem irischen Kohlenkalke. Nach Baily.

ganz fehlen und die Genitaltafeln allein auftreten *(Typhlechinus)*,[1]) sehen wir bei anderen *(Melonites, Palaëchinus)* im Gegentheil die ersteren sehr kräftig entwickelt, und alle zehn Tafeln bilden einen zehnzähligen Kreis, innerhalb

[1]) Man fasste bisher unter dem Namen *Palaëchinus* sowohl den *Pal. sphaericus*, bei welchem die Augentäfelchen fehlen, als *Pal. elegans* und Verwandte mit ausserordentlich ent-

dessen die Subanalen in dem einzigen Falle, in welchem sie näher bekannt sind (bei *Palaëchinus elegans*, Fig. 82), sich zu zwei weiteren, gut ausgebildeten, zehnzähligen Kränzen anordnen; es zeigt sich also die Form des Scheitels, welche bei *Cidaris coronata* vorhanden und als die wahrscheinlich ursprüngliche schon früher bezeichnet wurde, in noch vollkommenerer Weise.

Im Einzelnen unterscheiden sich die Genital- und Augentäfelchen dieser Formen von denjenigen von *Cidaris* dadurch, dass sie nicht nur eine, sondern zwei, drei und mehr grosse Poren besitzen, ja bei *Perischocidaris*[1]) sind deren sogar etwa sechzehn auf jeder Genitaltafel vorhanden; da bei diesen Vorkommnissen keine Madreporenplatte vorhanden ist, so wird es dadurch wahrscheinlich, dass die zahlreichen Poren des Scheitelapparates das Ambulacralsystem mit Wasser versorgten, ein Verhältniss, das an die mit mehreren Madreporenplatten versehenen Seesterngattungen und an die Cystideen erinnert.

Dass bei paläozoischen Seeigeln im Apex drei zehnzählige Kränze auftreten, ist eine Thatsache von grösster Wichtigkeit; von der richtigen Deutung des Seeigelscheitels hängt zum grossen Theile das richtige Verständniss der ganzen Entwicklung der Echinodermen ab, und ganz speciell ist hiebei das Verhältniss der Genital- und Ocellartäfelchen zueinander von grösster Bedeutung. Die untergeordnete Stellung der letzteren in den Fugen zwischen den ersteren, wie sie bei den Euechinoiden auftritt, beruht jedenfalls auf einer Verkümmerung jener, allein damit ist noch nicht entschieden, wie die Beziehung beider ursprünglich war; es sind in dieser Richtung zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder waren ursprünglich zwei fünfzählige Kränze mit wechselstelligen Stücken, oder es war ein zehnzähliger Kranz vorhanden. In der Regel wird der erstere Fall angenommen, allein dagegen spricht schon der Umstand, dass bei den Augentäfelchen nie eine bedeutende seitliche Erweiterung, sondern stets nur eine Verlängerung gegen das Centrum zu eintritt, wenn eine Vergrösserung derselben überhaupt stattfindet; wir sehen also immer nur eine Annäherung an den zehnzähligen Ring, und zwar, wie wir gesehen haben, um so deutlicher, je älter die Formen sind, mit denen wir zu thun haben.

Eine auffallende und unwiderlegliche Bestätigung dieser Ansicht liefert uns ein äusserst seltsam gebauter Seeigel aus dem unteren Silur der russischen

---

wickelten Augentäfelchen zusammen; nach dem allgemein herrschenden Gebrauche über die Abgrenzung von Gattungen können Formen, die in einem so fundamentalen Charakter voneinander abweichen, nicht in einem Genus vereinigt bleiben. Ich führe daher für den bisherigen *Pal. sphaericus* eine neue Gattung, ***Typhlechinus***, ein, welche folgendermassen charakterisirt ist: Wie *Palaëchinus*, allein im Scheitelapparate fehlen die Augentäfelchen; Genitaltafeln bilden einen geschlossenen Kranz, vier derselben sind mit drei, die fünfte mit einem Genitalporus versehen.

[1]) Neumayr, Morphologische Studien über fossile Echinodermen. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1881, Bd. LXXXIV, Abth. 1.

Ostseeprovinzen, welcher unter dem Namen *Bothriocidaris Pahleni* von Fr. Schmidt beschrieben worden ist.[1]) Diese höchst seltsame Form unterscheidet sich von allen anderen Echinoiden durch die ausserordentlich geringe Zahl von Tafelreihen, aus welchen das Gehäuse besteht, indem jede ambulacrale Zone zwei, jede interambulacrale Zone jedoch nur eine einzige Tafelreihe enthält (Fig. 83). Der Scheitelapparat zeigt auch hier zunächst gegen aussen zehn Täfelchen, die nach innen noch einige kleinere, unvollständig erhaltene umschliessen; die zehn Haupttäfelchen bilden einen Kranz, der auf den ersten Blick insoferne lebhaft an den Apex jüngerer Seeigel erinnert, als fünf Platten, bedeutend entwickelt, die Hauptrolle spielen, während fünf kleinere sich untergeordnet zwischen dieselben einschieben; allein bei genauerer Betrachtung gewahrt man eine höchst überraschende Thatsache: die fünf grösseren Tafeln liegen radial, in der Verlängerung der Ambulacra und entsprechen daher den Augentäfelchen, während die fünf kleineren in den Interradien stehen und den Genitaltafeln correspondiren. Wir sehen also, dass hier ein Verhältniss herrscht, welches demjenigen bei jüngeren Seeigeln gerade entgegengesetzt ist. Bei der Annahme zweier fünfzähliger Kränze würden hier die Augentäfelchen den inneren, die Genitaltäfelchen den äusseren derselben bilden. Eine solche Umkehrung ist eine absolute Unmöglichkeit, und wir können daraus mit Sicherheit schliessen, dass bei den uralten Grundformen der Seeigel die Theile, aus welchen sich die Genital- und Augentäfelchen der späteren Typen entwickelt haben, nicht schon zu zwei fünfzähligen, sondern zu einem einzigen, aus gleichwerthigen Stücken bestehenden zehnzähligen Kranze angeordnet waren. Damit ist die wichtigste Frage in der ganzen Morphologie der fossilen Seeigel gelöst, oder die richtige Deutung ergibt sich wenigstens von diesem Standpunkte aus ziemlich einfach von selbst, und wir werden sehen, dass dieses Ergebniss für das Verständniss des ganzen Stammes der Echinodermen von grundlegender Bedeutung ist. Die Form der subanalen Tafeln bei *Cidaris coronata,* bei *Palaëchinus* u. s. w. weist darauf hin, dass innerhalb des zehnzähligen Kranzes der Genital- und Augentäfelchen noch zwei weitere zehnzählige Kränze vorhanden waren, deren Platten miteinander alterniren, während diejenigen des äusseren in gerader Verlängerung der Genital-

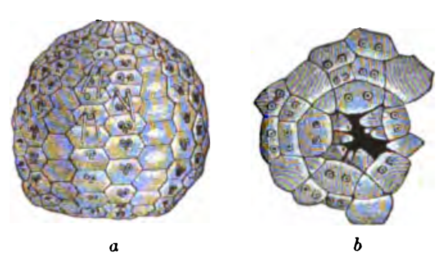


Fig. 83. *Bothriocidaris Pahleni* aus baltischem Untersilur, nach Fr. Schmidt. *a* Vollständiges Exemplar. *b* Scheitelapparat und Umgebung, von oben.

[1]) Ueber einige neue oder wenig bekannte baltisch-silurische Petrefacten. Mém. Acad. Pétersb., 1874, sér. 7, vol. XXI.

und Augentäfelchen liegen. Aller Wahrscheinlichkeit nach waren noch weiter im Innern noch weitere Platten, vielleicht fünf an der Zahl vorhanden, doch ist dies nur eine auf Analogieschlüsse gestützte Vermuthung, nicht eine bestimmt durch unmittelbare Beobachtung festgestellte Thatsache.

Uebergänge zwischen Palaëchinoiden und Euechinoiden.

Ungefähr mit dem Schlusse der paläozoischen Periode verschwinden die Palaëchinoiden und an ihre Stelle treten die Euechinoiden mit ihren zwanzig Tafelreihen. In auffallendster Weise erinnert diese Erscheinung an das, was wir bei den Korallen kennen gelernt haben; auch bei diesen verlassen um dieselbe Zeit die alten, symmetrisch nach der Vierzahl gebauten Typen den Schauplatz, und die sechsstrahligen Formen nehmen ihre Stelle ein. Dieselben Folgerungen wie in jenem Falle drängen sich auch bei den Seeigeln auf, in derselben Weise liegt die Annahme nahe, dass hier eine alte Schöpfung mit einem Schlage vernichtet und eine andere, wesentlich verschiedene an ihre Stelle getreten sei; allein dieselben Erwägungen zeigen auch hier, dass eine solche Annahme nicht stichhaltig ist und dass wir es nur mit einer grossen zeitlichen Lücke in der Ueberlieferung zu thun haben.

Uebrigens ist auch bei den Seeigeln der Gegensatz zwischen der alten und neuen Entwicklung kein so bedeutender; der Schnitt ist kein vollständig durchgreifender, indem schon in den jüngsten paläozoischen Bildungen, in der permischen Formation, vereinzelte Vorläufer der Euechinoiden, Vertreter der Gattung *Hypodiadema* auftreten, und die Untersuchungen von Kolesch und Döderlein haben in neuester Zeit mit voller Sicherheit ergeben, dass auch die bisher zu den Palaëchinoiden gerechnete permische Gattung *Eocidaris* in Wahrheit nur zwanzig Tafelreihen zählt. [1])

Ferner erscheint in der Trias der Alpen, in den Tuffen von St. Cassian in Tirol *Tiarechinus*, eine höchst eigenthümliche Form, welche Merkmale der beiden Ordnungen miteinander verbindet, aber doch entschieden den Palaëchinoiden angereiht werden muss [2]) (Fig. 84). Es sind das ganz kleine, fast halbkugelige Seeigel mit abgeplatteter Unterseite und stark gewölbter Oberseite, welche in erster Linie durch die ungeheure Entwicklung des Scheitelapparates und durch die überaus feste Verwachsung aller Tafeln des Gehäuses auffallen; die letztere Eigenschaft geht so weit, dass selbst bei sehr genauer Untersuchung mit der Loupe nur Spuren von Nähten zwischen den Genital-

[1]) K. Kolesch, Ueber *Eocidaris Keyserlingi* Geim. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften, 1887, Bd. XX. — Döderlein, Die japanischen Seeigel, 1887, S. 39.

[2]) Neumayr, Morphologische Studien über fossile Echinodermen. Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1881, Bd. LXXXIV, Abth. 1, S. 27, Taf. II/4. — Lovén, On *Pourtalesia*. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 1883, Bd. XIX, Nr. 7, S. 11, 64, Taf. XIII.

täfelchen zu sehen sind, im Uebrigen aber das ganze Gehäuse aus einem soliden Kalkstücke zu bestehen scheint. Erst durch Behandlung des besten Exemplars mit einem Gemische von Alkohol und Glycerin gelang es Lovén, auch die überaus schwachen Spuren der übrigen Nähte zu finden, wie sie auf der beistehenden Zeichnung angegeben sind. Im Scheitelapparat treten fünf grosse Genitaltafeln auf, deren Poren aber obliterirt sind, nur auf zweien derselben (links vorne und rechts hinten) sind Spuren dieser Poren angedeutet; die Augentäfelchen sind verhältnissmässig klein. Die Ambulacralfelder sind einfach, mit normalen Porenzonen,

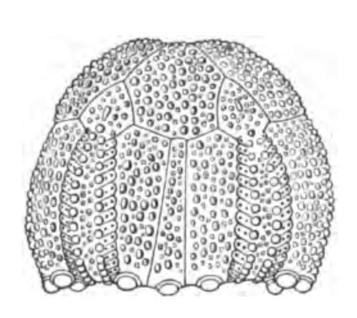




Fig. 84. Schematische Abbildung von *Tiarechinus princeps* aus der oberen Trias von St. Cassian, stark vergrössert, nach Lovén. Die gewöhnlich nicht sichtbaren Nähte zwischen den Täfelchen sind eingezeichnet.

zonen, sehr seltsam sind dagegen die Interambulacralregionen gebaut; die ganze Oberseite ist ohne grössere Stachelwarzen, sondern ebenso wie der Scheitelapparat mit einer groben Granulation bedeckt; dagegen stehen auf der Unterseite in jedem Interradius vier grosse Stachelwarzen, von denen eine unmittelbar neben dem Munde, die drei anderen über dieser nebeneinander in einer Reihe stehen. Schon diese Anordnung der Warzen lässt eine durchaus abnorme Zusammensetzung der Interambulacra erkennen; da die Grenze zwischen zwei Interambulacraltafeln bei Seeigeln nie durch eine der grossen Stachelwarzen hindurchgeht, so ist durch diese Gruppirung schon dargethan, dass hier nicht zwei Reihen von Tafeln vorhanden sind, sondern dass aller Wahrscheinlichkeit nach an dem Munde zunächst nur eine Tafel in jedem Interradius steht, über welcher dann drei weitere Tafeln in einer Reihe folgen. In der That ist es Lovén gelungen die Richtigkeit dieser Auffassung durch unmittelbare Beobachtung der überaus feinen Spuren obliterirter Nähte nachzuweisen und zu zeigen, dass der ganze Interradius überhaupt nur aus diesen vier Tafeln besteht.

Es ist das eine innerhalb des ganzen Gebietes der bisher bekannten Seeigel durchaus einzig dastehende Erscheinung, so sonderbar und eigenthümlich, dass man sich versucht fühlt, für ihren Träger eine eigene, zwischen Palaëchinoiden und Euechinoiden stehende Ordnung aufzustellen; immerhin aber wird

Tiarechinus durch diesen Charakter mehr der ersteren Abtheilung, den paläozoischen Typen genähert und von den jüngeren Formen mit ihren unabänderlich zweireihigen Zonen entfernt, während allerdings die übrigen Merkmale mehr an die jüngeren Vorkommnisse und namentlich an die später zu besprechenden Familien der Cidariden und der Diadematiden anklingen.

Die erst in neuerer Zeit bekannt gewordene Gattung *Tiarechinus* hat durch ihre eigenthümlichen Merkmale einiges Aufsehen erregt; von bedeutenden Autoritäten ist sie als ein durchaus alterthümlicher und embryonaler Typus bezeichnet worden.[1] Ich kann mich aber dieser Auffassung nur bis zu einem gewissen Grade anschliessen; als alterthümlich kann *Tiarechinus* insoferne gelten, als er in mesozoischer Zeit, mitten in einer Gesellschaft von Euechinoiden in der Anordnung der Interambulacraltafeln sich an die Palaëchinoiden anschliesst, sonst kann ich kein anderes alterthümliches Merkmal an ihm erkennen. Mehr Berechtigung hat es jedenfalls, die Form als eine embryonale zu bezeichnen, da die riesige Grösse des Scheitelapparates und die geringe Zahl der interambulacralen Tafeln dem entspricht, was wir bei ganz jugendlichen Exemplaren jetzt lebender Seeigel finden. Die Anordnung der einzelnen Elemente des Scheitels aber kann nicht als eine hervorragend embryonale und noch viel weniger als eine alterthümliche gelten; um als embryonal zu gelten, müsste in der Mitte des Apex eine centrale Platte vorhanden sein, wie wir sie später bei den Saleniden kennen lernen werden, und aus dem, was über die paläozoischen Seeigel gesagt wurde, geht hervor, dass unter diesen der Apextypus von *Tiarechinus* überhaupt gar nicht vorkömmt, und dass dieser mit seinen weit nach aussen gerückten und ziemlich untergeordneten Augentäfelchen als ein hochmodificirter Typus bezeichnet werden muss.

Natürlich sind solche ziemlich einfache Thatsachen den ausgezeichneten Forschern nicht entgangen, welche in *Tiarechinus* sehr alterthümliches Gepräge sehen; sie sind der Ansicht, dass diese Gattung den letzten Rest eines uralten Stammes darstellt, dessen übrige Glieder spurlos verschwunden sind, und von dem alle paläozoischen Formen abstammen, einen atavistischen Typus, der uns den Charakter der vermuthlich vorsilurischen Urechinoiden widerspiegelt.

Der Hauptgrund für diese Ansicht ist in der Hypothese gegeben, dass Seeigel und Crinoiden sehr nahe miteinander verwandt seien, und dass speciell der Apex der Seeigel auf die basalen Theile des Crinoidenkelches zurückgeführt werden müsse; von diesem Standpunkte aus kann allerdings *Tiarechinus* eine derartige Bedeutung zugeschrieben werden, die Anordnung seiner Elemente

---

[1]) A. Agassiz, Reports on the results of dredging under the supervision of Al. Agassiz by the U. S. coast survey steamer Blake, XXIV, part 1. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, vol. X, Nr. 1, Cambridge 1883, pag. 17. — Lovén a. a. O., pag. 64.

erinnert in der That wohl unter allen Seeigeln am meisten an Crinoiden. Wir werden aber später sehen, dass ein derartiges Verhältniss zwischen beiden Classen nicht herrscht, und dass es sich demnach in unserem Falle um eine zufällige äussere Aehnlichkeit, um Analogie, nicht um Homologie handelt. Für den Augenblick mag es genügen, darauf hinzuweisen, dass die erste Voraussetzung jener Auffassung die ist, dass Genital- und Augentäfelchen der Seeigel ursprünglich zwei alternirende, fünfzählige Kränze darstellen, was, wie oben gezeigt wurde, nach den Verhältnissen von *Bothriocidaris,* gerade dem ältesten bekannten Seeigel, eine Unmöglichkeit ist.

Das Urtheil über *Tiarechinus* muss dahin lauten, dass er uns in der Anordnung der Interambulacraltafeln einen alterthümlichen Typus darstellt; die geringe Zahl der Interambulacralien und die Grösse des Scheitelapparates lassen ihn als eine embryonale Hemmungsbildung erkennen, während die Anordnung der Tafeln im Apex uns zeigt, dass uns hier ein Stück stark gefälschter Entwicklungsgeschichte erzählt wird.

Wie dem auch sei, jedenfalls haben wir in *Tiarechinus* eine mesozoische Gattung, welche Charaktere von Palaëchinoiden und Euechinoiden in sich vereinigt und vermuthlich besser den ersteren zugerechnet werden wird. Ein zweites sehr merkwürdiges Bindeglied beider Abtheilungen stellt die von Cotteau aus der unteren Kreide Frankreichs beschriebene Gattung *Tetracidaris* (Fig. 85) dar,[1]) welche in jeder Beziehung den Charakter eines echten Cidariden zeigt; nur die Bildung der Interradien ist eine abweichende, indem dieselben zwar am Scheitel mit zwei Tafelreihen beginnen; aber plötzlich verdoppelt sich die Zahl derselben und nun laufen vier Reihen von Tafeln bis zum Munde. Wir sehen auch hier eine stark an Palaëchinoiden erinnernde Abweichung, die aber allerdings in der Regel nicht für genügend gehalten wird, um *Tetracidaris* von den Cidariden zu trennen; der Grund dafür mag darin liegen, dass die Zahl von vier Tafelreihen auch bei den Palaëchinoiden nicht vorzukommen pflegt, und dass die Interambulacraltafeln nicht schuppig angeordnet sind. Immerhin haben wir auch hier eine bedeutungsvolle Uebergangsform, und da überdies, wie oben gezeigt wurde, selbst bei jetzt lebenden Cidariden, zwar nicht auf der festen Schale, wohl aber auf der Mundmembran oft mehr als zwei interradiale Tafeln nebeneinander stehen, so dürfen wir wohl mit Sicherheit schliessen, dass die Cidariden sich aus den Palaëchinoiden entwickelt haben und sich in jener langen

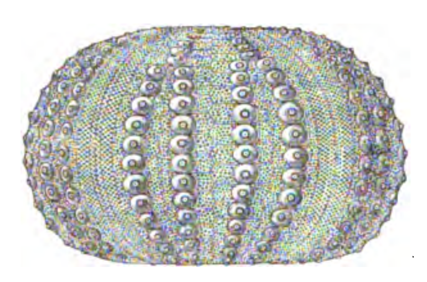


Fig. 85. *Tetracidaris Reynesi* aus der unteren Kreide (Neocom) Frankreichs, nach Cotteau.

[1]) Bulletins de la société géologique de France, 1873. vol. I, pag. 258.

Zeit auf der Grenze zwischen paläozoischer und mesozoischer Epoche, deren Seeigelfauna wir nur sehr wenig kennen, an die Stelle derselben gesetzt haben.

Endlich ist zu erwähnen, dass ein Merkmal, das in der Regel als sehr charakteristisch für die Palaëchinoiden genannt wird, nämlich die etwas bewegliche Verbindung der Interambulacraltafeln untereinander, nach den neuesten Untersuchungen von Döderlein auch bei den Cidariden der Trias, ja auch bei einzelnen Arten des Lias und des mittleren Jura vorhanden ist.[1])

Die regulären Seeigel.[2])

Die unübersehbare Menge der mit 20 Tafeln ausgerüsteten Euechinoiden, welche vom Schlusse der paläozoischen Zeit bis auf den heutigen Tag die Classe der Seeigel vertreten, wird in der Regel nach der Lage des Afters in zwei Hauptabtheilungen geschieden, in die Regulären *(Endocyclica)*, bei welchen der After ganz vom Scheitelapparat umschlossen wird, und in die Irregulären *(Exocyclica)*, bei welchen der After ausserhalb des Scheitelapparates in einem Interradius gelegen ist. Unter den Regulären begegnet uns zunächst die Familie der Cidariden (Angustistellaten),[3]) mit schmalen, mehr oder weniger wellig gebogenen Ambulacren, welche nur mit feinen Körnerwarzen bedeckt, aus einfachen Primärtafeln zusammengesetzt sind und in der Regel nur eine Reihe von Porenpaaren tragen. Die Interambulacralfelder sind sehr breit, mit zwei Reihen grosser Stachelwarzen; das Peristom ist ohne Einschnitte, die Mundmembran ist mit schuppig übereinandergreifenden Täfelchen bedeckt, welche sich unmittelbar an die Ambulacral- und Interambulacralfelder anschliessen.

In der permischen Formation scheint diese Abtheilung durch die Gattung *Eocidaris* vertreten, in der Trias treten mehrere Formen auf, deren Täfelchen aber nach Döderlein (a. a. O.) in beweglicher, nicht ganz fester Weise miteinander verbunden sind und daher nach dem Tode des Thieres gewöhnlich auseinanderfallen, so dass wir über die Gestalt derselben nur sehr wenig wissen.

---

[1]) Döderlein, Ueber einige Eigenthümlichkeiten triadischer Echinoiden. Neues Jahrbuch für Mineralogie etc., 1887, Bd. II, S. 1. — Döderlein, Die japanischen Seeigel, 1887, S. 35.

[2]) Es ist hier nicht möglich, die ausserordentlich zahlreiche Literatur über die Euechinoiden aufzuführen, zu welcher Al. Agassiz, L. Agassiz, A. Bittner, G. Cotteau, W. Dames, Ch. Desmoulins, E. Desor, L. Döderlein, M. Duncan, E. Forbes, Goldfuss, G. Laube, P. de Loriol, Sv. Lovén, J. Müller, Quenstedt, C. Schlüter, P. Sladen, T. Taramelli, Wyv. Thomson, Th. Wright und Andere wesentlich beigetragen haben. Die hauptsächlichsten Werke vergl. Zittel, Paläontologie, Bd. I, S. 463.

[3]) Die neueste Uebersicht über die Haupttypen der Cidariden mit wichtigen Bemerkungen über die Beziehungen der lebenden zu den fossilen Formen bietet L. Döderlein, Die japanischen Seeigel, Theil I, Stuttgart 1887.

Sehr gross ist die Menge der Vertreter in Jura- und Kreideformation, im Tertiär und in der Jetztzeit treten sie verhältnissmässig stark zurück, umfassen aber auch in den heutigen Meeren, namentlich in den seichten Gewässern wärmerer Gegenden noch eine ziemlich erhebliche Anzahl von Arten.

Die Cidariden bieten uns ein Bild auffallendster Beständigkeit und Eintönigkeit, und so überaus gross die Menge der beschriebenen Arten ist, so bleibt doch der Betrag der Unterschiede, welche zwischen denselben herrschen, überaus gering. Wenn wir von der oben erwähnten *Tetracidaris* absehen, welche zu den Palaëchinoiden hinüberführt, so bilden höchstens noch *Diplocidaris* mit wechselständigen Poren der Ambulacra, und *Orthocidaris,* mit kleinen Stachelwarzen der Interambulacra und geraden, nicht wellig gebogenen Ambulacren, die einzigen, etwas hervortretenden Typen. Alle anderen stellen ein unübersehbares Formengewirre dar, innerhalb dessen man sich vergebens bemüht, nach der Jochung der Poren, der Kerbung und Durchbohrung der Stachelwarzen, einigermassen feste Unterabtheilungen zu unterscheiden.

Zu diesen überaus conservativen Typen bildet eine zweite grosse Abtheilung, die Gruppe der Glyphostomen oder Latistellaten durch die grosse Mannigfaltigkeit ihrer Gattungen einen scharfen Gegensatz.[1]) Wenn wir einen extremen Vertreter dieser Abtheilung ins Auge fassen, so fallen sofort zahlreiche Unterschiede gegen die Cidariden auf. Die Ambulacralzonen sind breit und in den Binnenzonen mit Stachelwarzen wie die Interambulacra geziert; die Porengänge der Ambulacralzonen haben keine einfache Doppelreihe von Poren, sondern diese drängen sich stärker gegeneinander und zeigen eine complicirte Anordnung; der Mund ist nicht rund, sondern zehneckig und in den Ecken mit Einschnitten versehen (Fig. 86). Die Auriculae, die eigenthümlichen kalkigen Stützen des Gebisses, die wir bei allen mit Zähnen versehenen Seeigeln treffen, sind hier nicht wie bei den Cidariden auf die Interradien beschränkt, sondern greifen auch auf die ambulacralen Zonen über, eine Eigenthümlichkeit, welche von grösster Bedeutung zu sein scheint. Durch diese Anordnung wird es nämlich unmöglich gemacht, dass die ambulacralen Tafeln wie bei den Cidariden beim weiteren Wachsthum auf die Mundmembran hinausgeschoben werden; wenn nun am Scheitel neue Ambulacraltäfelchen sich bilden, so drücken diese

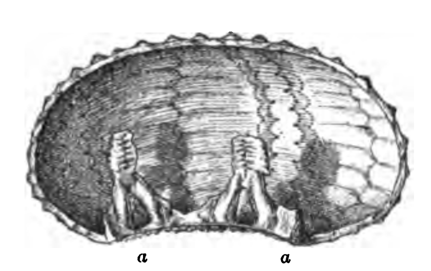


Fig. 86. Aufgebrochene *Echinometra*, von innen, mit den Auriculae (*a*).

[1]) Für alle folgenden Auseinandersetzungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Seeigel wurde vielfach benützt: Al. Agassiz, Palaeontological and Embryological Development, Cambridge, U. S., 1880.

auf die schon vorhandenen, ein Uebertritt der ältesten auf die Mundmembran kann nicht stattfinden, und so wird durch diese mechanische Zusammenschiebung die eigenthümliche Anordnung der ambulacralen Platten und Poren erzeugt, welche den merkwürdigsten Charakter der Glyphostomen darstellt (Fig. 87). Je drei oder mehrere der Ambulacraltäfelchen pflegen nämlich zu einer sogenannten Grosstafel zu verwachsen, wobei die Nähte zwischen jenen

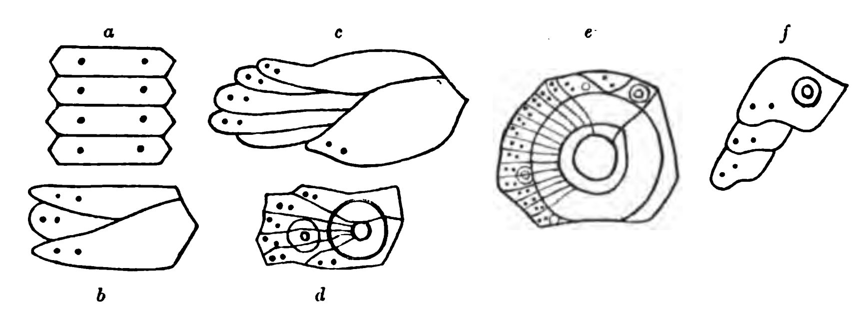


Fig. 87. Ambulacraltafeln von *a Cidaris*, *b Echinus*, *c Strongylocentrotus*, *d Echinometra*, *e Heterocentrotus*, *f Stomopneustes*. *a, b, c, f* nach Al. Agassiz.

entweder in ihrem ganzen Verlaufe oder wenigstens in einem Theile desselben deutlich bleiben, oder auch ganz verschwinden, so dass man auf die Zahl der ursprünglichen Plättchen, die zu einer Grosstafel zusammentreten, oft nur mehr aus der Zahl der Porenpaare schliessen kann, die sie trägt. Bei vielen Formen kann man in den zusammengesetzten Grossplatten grössere Ganzplatten und kleinere Halbplatten unterscheiden.

Die Abzweigung der Glyphostomen von den Cidariden lässt sich jetzt vollständig nachweisen; dass die Verbindung zwischen beiden eine sehr innige sei, konnte schon darum nicht zweifelhaft sein, weil es kein einziges Merkmal gibt, welches beide Abtheilungen ganz scharf voneinander trennt, sondern jedes derselben sich bei der einen oder der andern Form verwischt.

Die Einschnitte des Mundes fehlen bei *Microdiadema* aus dem Lias und ebenso bei *Arbacia* und ihren Verwandten; dasselbe findet man bei einer eigenthümlichen kleinen Form aus dem mittleren Jura Württembergs, die Quenstedt beschrieben und abgebildet, aber nicht benannt hat und die wohl als der Typus einer neuen Gattung betrachtet zu werden verdient.[1]) Hier fehlen nicht nur die Einschnitte um den Mund, sondern die Porenzonen der Ambulacra sind auch noch ganz einfach, und selbst am Munde findet noch keine Verschmelzung der einzelnen Täfelchen und keine Zusammendrängung der Porenpaare statt.

Bei *Heterocidaris* sind die Ambulacralzonen so schmal wie bei einem echten Cidariden, und die Auriculae stehen in den Interambulacralräumen,

---

[1]) Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, Echiniden, Taf. LXXI, Fig. 75.

während die Anordnung der Poren auf den Ambulacren schon den Glyphostomencharakter zeigt; endlich findet bei einer mit *Hemipedina* nahe verwandten Form (*Pelanechinus* Keeping[1]) aus dem oberen Jura Englands) eine Vorschiebung der ambulacralen Tafeln auf die Mundmembran statt.

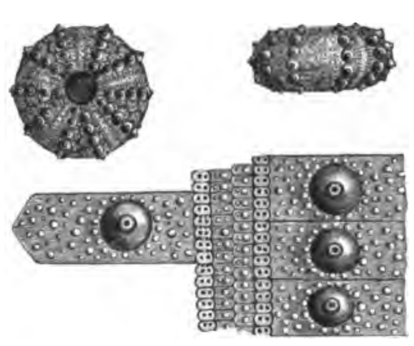


Fig. 88. *Mesodiadema Marconissae* aus dem mittleren Lias von Toscana, nach P. de Loriol.

Während in all' diesen Fällen bald der eine, bald der andere Cidaridencharakter hervortritt, ist in neuerer Zeit eine allerdings schon seit lange beschriebene Form durch Loriol näher bekannt geworden, welche die Merkmale beider Abtheilungen so vollständig miteinander vereinigt, dass man durchaus nicht entscheiden kann, mit welcher von beiden sie mehr Verwandtschaft zeigt. Diese als *Hemipedina Marconissae* Meneghini bezeichnete Art zeigt jedoch so eigenthümliche Charaktere, dass sie zum Typus einer neuen Gattung erhoben werden muss, für welche ich den Namen *Mesodiadema* (Fig. 88) vorschlage;[2]) hier sind die Ambulacra ganz so einfach gebaut wie bei *Cidaris* und nur unmerklich breiter; in ihrer Gestalt gibt sich ausserdem noch ein Unterschied darin zu erkennen, dass dieselben nicht wellig

[1]) Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 34, S. 924. — Vergl. T. Groom, Ibid., vol. 45, S. 703.

[2]) ***Mesodiadema*** nov. gen. Reguläre Seeigel mit schmalen, bandförmigen, geraden Ambulacren, deren Porenpaare zu ganz einfachen Reihen ohne Bildung von zusammengesetzten Grosstafeln angeordnet sind; Ambulacralzonen nur granulirt, von oben bis unten gleich. Interambulacra mit einer grossen, glatten, durchbohrten Stachelwarze auf jeder Tafel. Scheitel unbekannt, Peristom kaum eingeschnitten. Gesammtgestalt deprimirt, *Pseudodiadema*-ähnlich. — Die einzige bisher bekannte Art dieser Gattung, *Mesodiadema Marconissae* Men. sp., ist von Desor und Loriol zu *Hemipedina* gestellt worden, mit welcher Gattung sie auch habituelle Aehnlichkeit und die Form der Stachelwarzen verbindet. Trotzdem kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das fast vollständige Fehlen von Peristomaleinschnitten, die Schmalheit der Ambulacra, die Reduction der Warzen auf denselben zu einfacher Granulation, vor Allem aber der einfache Bau der Porenzonen und das Fehlen jeder Andeutung einer Bildung von ambulacralen Grosstafeln eine Reihe von Merkmalen ersten Ranges darstellen, welche eine Vereinigung unserer Art mit *Hemipedina* vollständig unmöglich macht. Ob *Mesodiadema* zu den Cidariden oder zu den Glyphostomen gestellt werden solle, ist kaum zu entscheiden; da sich bei derselben die Merkmale der letzteren Abtheilungen immerhin schon bemerkbar machen und auch der ganze Habitus dafür spricht, so wird es vielleicht zweckmässig sein, die Gattung hieher zu bringen. Da übrigens der Apex nicht bekannt ist, so könnte es sich auch um einen Saleniden handeln; in theoretischer Beziehung würde das die Bedeutung der Form nicht beeinflussen. — *Mes. Marconissae*, stammt aus dem mittleren Lias (Zone der *Terebratula Aspasia*) der Umgebung von Camerino in Toscana. (Vergl. P. de Loriol, Description des Echinides des environs de Camerino, Toscane. Mémoires de la société de physique et d'histoire naturelle de Généve, 1882, vol. XXVIII.)

gebogen, sondern gerade sind; die für die Glyphostomen charakteristischen Mundeinschnitte sind nur eben angedeutet, und der niedergedrückte Umriss des Gehäuses und die geringe Höhe der interambulacralen Tafeln erinnern an gewisse Diadematiden.

Kann demnach die Abstammung der Glyphostomen keinem Zweifel unterliegen, so müssen wir zunächst die Art und Weise ins Auge fassen, in welcher diese Veränderungen vor sich gehen.

Vor Allem lehrreich ist die Umgestaltung der Ambulacralzonen; zunächst drängen sich die Porenpaare in der Nähe des Mundes stärker zusammen, und es bilden sich hier durch Verschmelzung von je drei Täfelchen Grossplatten, ein Merkmal, das bei anderen Formen um sich greift, so dass die Entwicklung immer weiter nach oben und endlich bis an den Scheitel greift (vergl. *Pseudodiadema rotulare*, Fig. 89). Durch weitere Zusammendrängung um den Mund sehen wir dann auch die Porenpaare um denselben nicht mehr in einer einzigen, sondern in mehreren Reihen stehen.

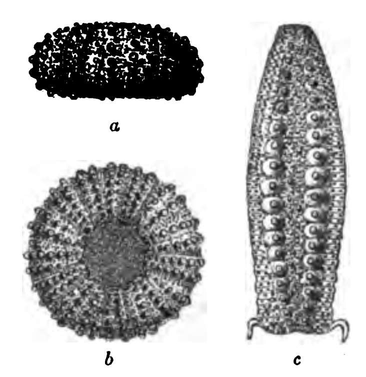


Fig. 89. *Pseudodiadema rotulare* aus französischem Neocom, *a* von der Seite, *b* von unten. *c* Eine Ambulacralzone, vergrössert. Nach Cotteau.

Eine andere Veränderung geht mit den Ambulacralzonen dadurch vor sich, dass die Porenzonen weiter auseinander rücken; dadurch werden die von ihnen eingeschlossenen Binnenzonen breiter und nehmen Stachelwarzen auf; bei den einfacheren Formen tritt diese Veränderung nur um den Mund auf, und um den Scheitel bleiben die Ambulacralzonen noch so einfach wie bei einem Cidariden (vergl. *Hemicidaris*), während sie bei den vorgeschrittenen von oben bis unten gleich entwickelt und mit Warzen versehen sind, welche denjenigen der Interambulacra an Grösse und Form gleich sind.

Alle Glyphostomen, bei welchen wenigstens in einem Theile ihres Verlaufes die Porenzonen aus einer einfachen Reihe von Doppelporen bestehen, werden von der Mehrzahl der Paläontologen unter dem Namen der Diadematiden vereinigt; man hat unter denselben nach verschiedenen, zum Theil ziemlich geringfügigen Merkmalen eine grosse Zahl von Gattungen unterschieden, von denen die ersten Vertreter sich schon in den jüngsten paläozoischen Bildungen, in der permischen Formation finden sollen; aus der Trias kennen wir nur ganz vereinzelte Spuren, in Jura und Kreide erreicht die Gruppe eine ausserordentlich hohe Entwicklung, während sie im Tertiär und in der Jetztzeit bedeutend zurückgegangen ist. Als ein interessanter und auffallender Typus mag nur die Gattung *Glypticus* aus dem oberen Jura genannt werden, bei welcher die Stachelwarzen in eigenthümlicher Weise gezerrt und zerrissen sind.

Die zweite Abtheilung der Glyphostomen bilden die Echiniden im engsten Sinne, bei welchen die Porenpaare der Ambulacra in drei oder mehr Reihen oder zu Halbbögen gruppirt stehen, und bei denen jede Grossplatte mindestens drei Porenpaare trägt; je nachdem drei oder mehr Paare auf einer Grossplatte stehen, unterscheidet man Wenigporige *(Oligopori)* und Vielporige *(Polypori)*. Die erstere Abtheilung, welche sich nahe an die Diadematiden anschliesst, ist schon in Jura und Kreide ziemlich gut vertreten, während die *Polypori* hier nur spärlich vorkommen; beide Abtheilungen sind jedoch in jüngeren Bildungen weit häufiger und gehören im Gegensatze zu Cidariden und Diadematiden zu den im Aufblühen begriffenen Geschlechtern. Selbstverständlich erreicht hier der complicirte Bau der Grossplatten seine stärkste Entwicklung, wie die beistehenden Abbildungen zeigen (Fig. 90).

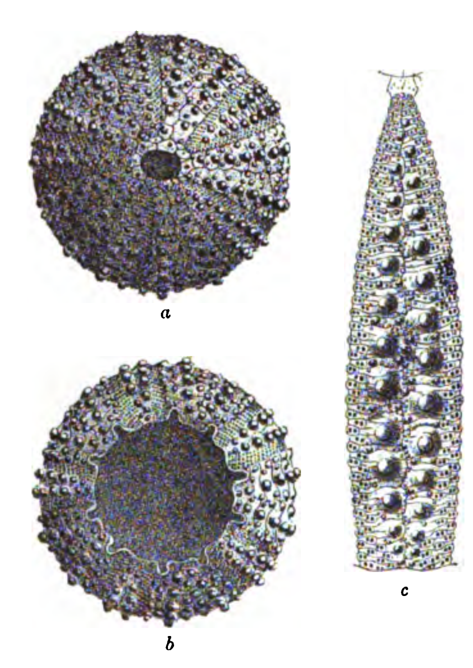


Fig. 90. *Phymechinus cretaceus* aus der oberen Kreide, nach Schluter. *a* von oben, *b* von unten, *c* Ambulacrum, vergrössert.

Mag aber auch bei diesen höchststehenden Glyphostomen der Unterschied gegen die Cidariden ein sehr bedeutender sein, so sind doch, wie wir gesehen haben, vielfache Verbindungsglieder vorhanden und ebenso weist die individuelle Entwicklung der Echiniden auf die Verwandtschaft mit *Cidaris* hin; die ganz kleinen Individuen haben einfache schmale Ambulacra, breite Interambulacra mit wenigen grossen Stachelwarzen und gewaltigen Stacheln, und ihr Mund ist gerundet und ohne Einschnitte, und wir sehen darin einen wichtigen Beleg für die Annahme eines genetischen Zusammenhanges zwischen Cidariden und Glyphostomen.

Auf einzelne Typen der Glyphostomen hier näher einzugehen, würde dem Plane des vorliegenden Werkes wenig entsprechen, und wir dürfen uns dieser Aufgabe um so leichter entschlagen, als die jetzt gebräuchliche Eintheilung dieser Formen noch sehr im Argen liegt. Man legt namentlich für die Begründung der Gattungen und ihre Gruppirung zu Familien in der Paläontologie grossen Werth auf ein sehr geringfügiges Merkmal, auf die Beschaffenheit der Stachelwarzen; je nachdem dieselben gekerbt oder ungekerbt, durchbohrt oder undurchbohrt sind, werden Abtheilungen voneinander geschieden, ein Verfahren, das vielleicht eine bequeme Schablone zum Bestimmen einer vorliegenden Form

abgibt, aber in keiner Weise den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entspricht. Um eine richtige Anordnung der Glyphostomen zu erhalten, müsste in erster Linie die Anordnung der Ambulacra, die Gestaltung der Porenzonen, die Zusammensetzung der ambulacralen Grosstafeln und die Stellung der Porenpaare auf denselben aufs Eingehendste berücksichtigt werden.

Für die lebenden Typen haben namentlich Al. Agassiz und Lovén[1]) wichtige Untersuchungen angestellt, und in neuerer Zeit hat M. Duncan sich der überaus mühevollen Aufgabe unterzogen, die Zusammensetzung der Tafeln bei den fossilen Glyphostomen festzustellen. Die Ergebnisse dieser wichtigen Arbeiten versprechen eine vollständige Umgestaltung unserer Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb dieser Abtheilung hervorzurufen, und es ist Duncan schon gelungen, eine Anzahl voneinander verschiedener Haupttypen zu unterscheiden. Allein bei der grossen Schwierigkeit, welche die Beobachtung dieser Merkmale bei den fossilen Exemplaren bietet, ist die Zahl der untersuchten Formen noch nicht gross genug, um in consequenter Weise die ganze Gruppe oder auch nur den grösseren Theil derselben beurtheilen zu können. Es ist das die Aufgabe künftiger Arbeiten, für den Augenblick können wir auf die Einzelheiten dieser noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen nicht näher eingehen. Soviel kann heute schon als sicher gelten, dass an Stelle der Diadematiden und Echiniden des heutigen Systems eine Anzahl sich parallel entwickelnder Reihen treten wird.

Die Schleppnetzuntersuchungen in den grossen Meerestiefen haben zahlreiche prachtvolle Vertreter einer früher nur sehr wenig bekannten Gruppe von Seeigeln zum Vorschein gebracht, der Echinothuriden,[2]) welche durch die höchst merkwürdige Eigenthümlichkeit ausgezeichnet sind, dass bei ihnen, wie bei den paläozoischen Perischoëchiniden, die einzelnen Tafeln des Gehäuses nicht fest miteinander verwachsen, sondern dachziegelförmig übereinander gelagert und durch Membranen in beweglicher Verbindung miteinander stehen.

Wyville Thomson schildert die erste Auffindung eines solchen Thieres bei der Expedition des Schiffes »Porcupine« im Jahre 1869 an einer Stelle zwischen Hebriden und Faröern: »Der Schleppnetzzug war nicht sehr reich,

---

[1]) Vergl. Lovén, Études sur les Echinoïdées. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Bd. XI, Nr. 7, 1874, S. 19 ff. — Al. Agassiz, Illustrated catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard college, Nr. VII. Revision of the Echini, Cambridge 1872—1874 (namentlich Taf. VI). — M. Duncan, On the structure of the ambulacra of some fossil genera and species of the regular Echinoidea. London, Quart. Journ. Geol. Soc., 1885, vol. XLI, pag. 419.

[2]) Al. Agassiz, Report on the Echinoidea dredged by H. M. S. Challenger. Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, vol. I.

doch lieferte er ein sehr interessantes Exemplar von wunderbarer Schönheit. Als das Schleppnetz heraufkam, bemerkten wir in dem Sacke einen grossen scharlachrothen Seeigel, von dem wir dachten, dass er sich als ein ungewöhnlich grosses und lebhaft gefärbtes Exemplar von *Echinus Flemingi* herausstellen würde. Da der Wind ziemlich heftig blies und es nicht leicht war, das Netz zu stürzen und auszuleeren, so ergaben wir uns in das scheinbar unvermeidliche Schicksal, das Thier in tausend Stücke zerschmettert zu sehen. Zu unserer grössten Verwunderung sahen wir es jedoch unbeschädigt herausrollen, und zu dem Staunen gesellte sich wenigstens bei mir eine gewisse Aufregung, als es liegen blieb, die Form eines rothen Sphäroids annahm und eine zuckende Bewegung begann; etwas Derartiges ist bei diesen gewöhnlich starren Formen unerhört, und doch liegt das Thier da mit allen Merkmalen eines Seeigels, mit seinen ambulacralen und interambulacralen Zonen, mit Saugfüsschen und Stacheln, mit den fünf bläulichen Zähnen des Kiefergebisses, und in seltsamster wogender Bewegung hob und senkte sich die Schale, so biegsam wie das zarteste Leder. Ich musste meine ganze Kaltblütigkeit zusammennehmen, ehe ich mich entschliessen konnte, das kleine Ungeheuer in die Hand zu nehmen, glücklich über den merkwürdigsten Zuwachs, den meine Lieblingsabtheilung des Thierreiches seit lange erhalten hätte.«

Vor Allem bei der lebenden Gattung *Asthenosoma* treten diese auffallenden Eigenthümlichkeiten stark hervor, etwas weniger bei *Phormosoma,* während unter allen fossilen Vorkommnissen nur die seltene und noch unvollständig bekannte Gattung *Echinothuria* aus der weissen Kreide Englands hierher gerechnet werden kann. Ambulacra und Interambulacra sind in entgegengesetzter Richtung schuppig angeordnet, die Mundmembran ist wie bei *Cidaris* mit Täfelchen bedeckt, während die Anordnung der Ambulacra und überhaupt die Mehrzahl der Merkmale sich an die Diadematiden anschliesst, zu welchen auch unter den Lebenden vereinzelte Uebergänge hinüberleiten; ja Keeping glaubt in der oberjurassischen Gattung *Pelanechinus* (vergl. oben) sogar einen directen Vorfahren der Kreideechinothurien[1]) gefunden zu haben; es ist das eine Form, welche im Allgemeinen durchaus an Echiniden mit drei Porenreihen in jedem Fühlergang erinnert, aber aus sehr dünnen und vermuthlich etwas beweglichen Platten zusammengesetzt war, und bei dem die Mundmembran eine Täfelung wie bei Cidariden oder Echinothuriden zeigt. Dass diese Form wirklich einen Vorfahren der letztern Familie darstellt, ist zwar sehr wahrscheinlich, lässt sich aber wohl heute noch nicht mit voller Sicherheit behaupten, gewiss aber ist *Pelanechinus* einer der merkwürdigsten regulären Seeigel, wenn wir auch seine Bedeutung heute noch nicht ganz verstehen.

---

[1]) Quart. Journ. Geol. Soc., vol. XXXIV, pag. 924. — Vergl. ferner: T. T. Groom, On some New Features in *Pelanechinus corallinus*. Ibid., vol. XLIII, pag. 703.

Jedenfalls ist die Verbindung zwischen Echinothurien und Glyphostomen eine überaus innige, so dass wir jene unbedingt auf diese zurückführen müssen; immerhin aber ist es merkwürdig, hier in der schuppig beweglichen Anordnung der Täfelchen ein Merkmal wiederzufinden, welches sonst nur bei den paläozoischen Perischoechinoiden auftritt; die Meinung allerdings, dass die Echinothuriden einen wenig veränderten Ueberrest dieser darstellen, ist nach den Untersuchungen von Al. Agassiz nicht mehr haltbar.

Während die Jugendzustände der Glyphostomen sich in einer Reihe von Merkmalen an *Cidaris* anschliessen, ist das bezüglich des Scheitelapparates nicht der Fall; dieser entwickelt sich in der Weise, dass ursprünglich auf der Rückenseite eine grosse centrale Platte auftritt, an deren Stelle später die Augen- und Genitaltäfelchen und eine in der Mitte gelegene Centralplatte treten;[1]) diese letztere wird dann ganz oder theilweise resorbirt, sie verschwindet oder löst sich in kleine Kalkstücke auf, jedenfalls aber existirt in der individuellen Entwicklung der Glyphostomen ein Stadium, in welchem der Scheitel aus den zehn normalen Täfelchen und einer Centralplatte besteht.

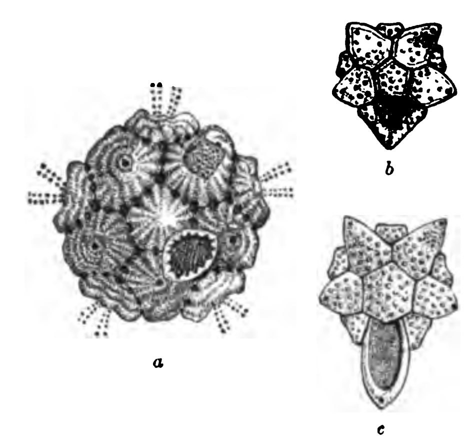


Fig. 91. Scheitelapparate von Saleniden. *a Salenia*, nach Cotteau. *b*, *c Acrosalenia*, nach Wright.

Diesen Jugendcharakter finden wir bei einer kleinen Familie von Seeigeln, den Salenien (Fig. 91), auch bei erwachsenen Exemplaren, und diese stellen demnach persistente Jugendformen der Glyphostomen dar. In den übrigen Merkmalen schliessen sie sich den den Cidariden noch am nächsten stehenden Abtheilungen der Glyphostomen an.

Die ältesten Vertreter der Saleniden begegnen uns im Jura in *Acrosalenia*, bei welcher der After bald durch eine, bald durch mehrere centrale Platten innerhalb des Scheitelapparates nach hinten verschoben wird. Neben *Acrosalenia* sind noch verschiedene andere Gattungen unterschieden worden, von denen ich nur *Salenia* hervorhebe; bei dieser allein wird der After durch die einzige centrale Platte nicht nach hinten, sondern nach rechts gedrängt.[2]) *Salenia* ist der einzige Vertreter der ganzen Familie, der geologisch ziemlich

[1]) Die Art und Weise der Entwicklung, welche noch nicht völlig klar ist, wird unten besprochen werden.

[2]) Wenn man nämlich die mit den Madreporiten vereinigte Genitaltafel als dem rechten, vorderen Interradius angehörig betrachtet. Die Gründe für diese Auffassung werden später entwickelt werden.

lange andauert; ziemlich selten in der unteren Kreide, tritt das Genus in der oberen Kreide häufig auf, wird dann im Tertiär wieder sehr selten, hat sich aber in neuerer Zeit auch lebend vorgefunden. [1])

Uebergänge zu den irregulären Seeigeln.

Die Saleniden, und namentlich *Acrosalenia* sind von grösster theoretischer Bedeutung, indem sie den Uebergang zwischen den zwei grossen Abtheilungen der Seeigel, den Regulären und den Irregulären, d. h. den Formen, bei welchen der After im Centrum, und denjenigen, bei welchen er ausserhalb des Scheitelapparates liegt, vermitteln. Bei *Acrosalenia* ist der After schon nach rückwärts geschoben, er bleibt hier zwar noch im Scheitelapparat, aber bei einzelnen Arten tritt er schon so weit an den Rand, dass die nach rückwärts gelegene Genitaltafel stark in die Länge gezogen und in einer Weise ausgerandet erscheint, dass sie nur als ein ganz schmales, gabelförmiges Band den After umschlingt (vergl. Fig. 91 *c*); wenn bei einer solchen Form der After sich vergrössert und noch etwas weiter nach rückwärts zieht, so muss er die Genitalplatte durchbrechen, und es entsteht eine irreguläre Form.

Unter den Irregulären nähert sich hier besonders die Gattung *Pygaster*, deren grosser After, wenigstens bei einem Theil der Arten, den Scheitel deutlich ausrandet, während die nach rückwärts gelegene Genitalplatte verschwunden ist. Der Unterschied, welcher zwischen einer solchen Form und *Acrosalenia decorata* im Baue des Scheitelapparates existirt, ist kein grosser, allein trotzdem gelingt es bis jetzt nicht, beide Gattungen durch vollständige Uebergänge miteinander zu verbinden; ein Grund hiefür ist wohl darin zu suchen, dass gerade

[1]) Die lebende *Salenia varispina* ist zu der fossilen Gattung *Peltastes* gestellt worden (Annals and Magazine of natural history, vol. XX, pag. 70), welche im obersten Jura und in der Kreideformation vorzukommen pflegt. Sicher ist jedenfalls, dass die Zutheilung der genannten Art zu *Salenia* nach der allgemein üblichen Fassung dieser Gattung unrichtig ist, da der After nicht nach rechts verschoben ist. Allerdings erwähnt Al. Agassiz (Blake Echini, Mem. Mus. Comp. Zool., vol. X, Nr. 1, pag. 18 ff.) gewisser Schwankungen an lebenden Saleniden, welche andeuten, dass die Bedeutung der Lage des Afters zur Madreporenplatte keine so grosse ist, als man in der Regel annimmt. Die wichtigste seiner Beobachtungen ist jedenfalls, dass bisweilen zwei Genitaltafeln des Scheitels Spuren der Madreporitendurchbohrung zeigen. Immerhin scheinen mir diese Thatsachen vorläufig noch zu vereinzelt, um auf Grund derselben die Eintheilung der Saleniden, die sich bei den fossilen Arten bewährt hat, umzustossen. Trotzdem kann ich mich aber auch mit der Zutheilung der *Salenia varispina* zu *Peltastes* nicht einverstanden erklären, da der After nicht genau in der Mittellinie liegt, sondern etwas nach links verschoben ist, da die Ambulacra erheblich breiter sind als bei *Peltastes* und grössere Stachelwarzen tragen und auch die Bildung des Madreporiten abweichend ist; bei *Peltastes* zeigt sich eine schlitzförmige Spalte, bei *Sal. varispina* eine siebförmige Durchbohrung. Wahrscheinlich ist die Aufstellung einer neuen Gattung nothwendig, doch möchte ich nach Abbildungen allein in diesem Falle keine Entscheidung treffen.

bei Formen, bei welchen ein sehr grosser After mit dem Scheitel in Verbindung tritt, der letztere weniger Zusammenhalt hat, infolge dessen leicht ausfällt und bei den fossilen Formen nur überaus selten zu finden ist. Aus der Gestalt der Lücke, welche durch diese Zerstörung hervorgebracht wird, kann man in manchen Fällen schliessen, dass die Anordnung eine zwischen derjenigen der Regulären und Irregulären in der Mitte stehende gewesen sei. So verhält es sich z. B. bei *Heterodiadema,* einer Gattung, welche in der mittleren Kreide der Mittel-

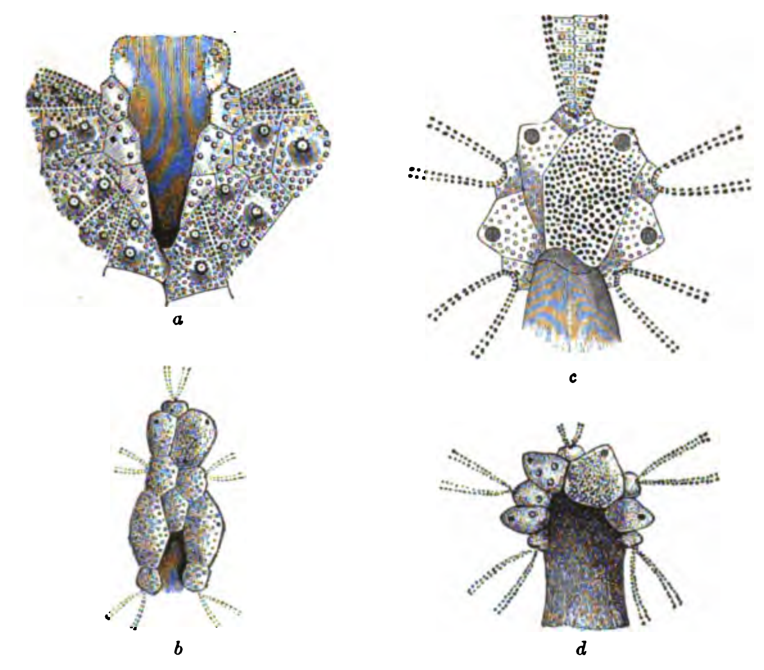


Fig. 92. Scheitelapparate von Seeigeln, nach Cotteau und Wright.
a *Loriolia,* b *Hybodypeus,* c *Pygaster,* d *Galeropygus.*

meerländer vorkommt, aber noch nie mit erhaltenem Apex gefunden worden ist. Daneben wirkt aber noch ein zweiter sehr wichtiger Umstand in derselben Richtung; aller Wahrscheinlichkeit nach muss die Abzweigung der irregulären von den regulären Seeigeln in die Zeit der Triasformation oder ganz zu Anfang des Jura verlegt werden, also in eine Periode, aus welcher wir noch nicht eine einzige Localität mit zahlreichen wohlerhaltenen Echinoiden kennen; wenn einmal eine reiche und mannigfaltige Vertretung unserer Classe aus der Trias gefunden wird, dann wird ohne Zweifel auch die Lücke zwischen Saleniden und Pygasteriden sich schliessen.

Können wir aber auch diese beiden Familien noch nicht in unmittelbare Verbindung bringen, so gelingt es doch, in verschiedenen Abtheilungen der See-

igel alle möglichen Lagen des Afters nachzuweisen, die zwischen der normalen Stellung bei Regulären und Irregulären vermitteln.

An Formen wie *Heterodiadema* schliesst sich zunächst *Loriolia Foucardi* aus der unteren Kreide an,[1]) bei welcher der After sehr weit in den Scheitel eingreift und die hintere Genitalplatte schon gesprengt scheint; von hier ist dann nur mehr ein Schritt zu der oben besprochenen Entwicklung bei *Pygaster* oder zu jener, welche bei manchen *Hyboclypeus*-Arten herrscht (Fig. 92). Es scheint, nach der Anordnung bei manchen Echinobrissen, dass dabei die hintere Genitalplatte nicht oder nicht immer verschwindet, sondern zerrissen wird; bei anderen Formen dagegen, z. B. bei manchen *Clypeus*-Arten ist die hintere Genitaltafel verschwunden, und die beiden hinteren Augentäfelchen, welche ausserordentlich lang ausgezogen sind, berühren sich unmittelbar.

Solche Vorkommnisse beweisen jedenfalls, dass zwischen den Seeigeln mit centralem und excentrischem Scheitel kein absoluter Unterschied besteht, und da überdies die Pygasteriden in fast allen anderen Merkmalen mit den Saleniden und den einfachsten Glyphostomen übereinstimmen, so darf wohl mit Sicherheit angenommen werden, dass sie aus diesen hervorgegangen seien, umsomehr, als bei einer Anzahl irregulärer Formen bestimmt nachgewiesen werden konnte, dass sie in früher Jugend centralen After besitzen, der erst im Verlaufe des Wachsthums excentrisch wird. Der Charakter, welcher uns hier entgegentritt, die Lage des Afters ausserhalb des Scheitelapparates, kann übrigens nicht als etwas durchaus Neues angesehen werden; wir werden später sehen, dass in silurischen Ablagerungen Englands, in *Cystocidaris*, eine höchst merkwürdige Zwischenform zwischen Seeigeln und Cystideen auftritt, bei welcher der After eine ähnliche Lage hat wie bei den irregulären Seeigeln, und dasselbe ist bei den Cystideen der Fall, welche aller Wahrscheinlichkeit nach als die Stammformen der Echinoiden betrachtet werden müssen. Unter diesen Umständen stellt also die excentrische Lage des Afters einen uralten Charakter dar, zu welchem die irregulären Seeigel nach langer Zeit wieder zurückkehren.

Mit dem Austritte des Afters aus dem Scheitel ist die fünfstrahlige Anordnung der Seeigel in der auffallendsten Weise gestört; es ist dabei unabänderliche Regel, dass das genannte Organ stets in ein Interambulacrum eintritt, welches als das hintengelegene bezeichnet wird; wir haben damit eine ausgesprochene Medianebene, eine vorne und hinten, rechts und links, und im Verlaufe der weiteren Entwicklung finden wir, dass diese zweiseitige, symmetrische Anordnung mehr und mehr hervortritt, dass auch der Mund seine Stellung in der Mitte verlässt, die Ambulacren sich entsprechend ändern und in einer Reihe anderer Merkmale ähnliche Veränderungen eintreten.

---

[1]) Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1881, S. 570.

Wir haben schon bei den regulären Seeigeln einen Skeletbestandtheil kennen gelernt, welcher, nur in der Einzahl vorhanden, eine Störung des fünfstrahligen Baues hervorbringt, nämlich die Madreporenplatte, und es drängt sich nun die Frage auf, wie es sich mit dieser bei den Irregulären verhält. Bei den Regulären ist stets eine Genitaltafel als Madreporenplatte entwickelt; dasselbe finden wir auch bei einer bedeutenden Anzahl Irregulärer, noch häufiger aber nimmt bei diesen der Madreporit die Mitte des Scheitels ein, wobei er entweder speciell mit einer Genitalplatte verwachsen ist, oder bei genau mittelständiger Lage mit mehreren oder mit allen in Verbindung tritt. Im letzteren Falle lässt sich natürlich nicht von einer besonderen Hinneigung zu einer oder der anderen Richtung sprechen, wo aber nur eine Genitaltafel als Madreporenplatte ausgebildet ist, ist es die rechts vorne gelegene, und wenn der im Centrum gelegene Madreporit speciell mit einer Genitaltafel verwachsen ist, so ist dies ebendieselbe rechts vorne gelegene.

Es ist nun die Frage, ob sich, wie es zu erwarten wäre, auch ein ähnliches Verhältniss bei den regulären Seeigeln ergibt; bei *Acrosalenia* und ihren Verwandten, wo die Lage des Afters leitet, können wir dies unbedingt bejahen, schwieriger dagegen gestaltet sich die Frage bei jenen Formen, bei welchen der After genau central liegt und daher keinen Aufschluss gibt. Hier ist jedoch eine Orientirung möglich nach der Gestalt der Platten, die den Mund umgeben, wie durch die schönen Untersuchungen von Lovén gezeigt wurde.[1])

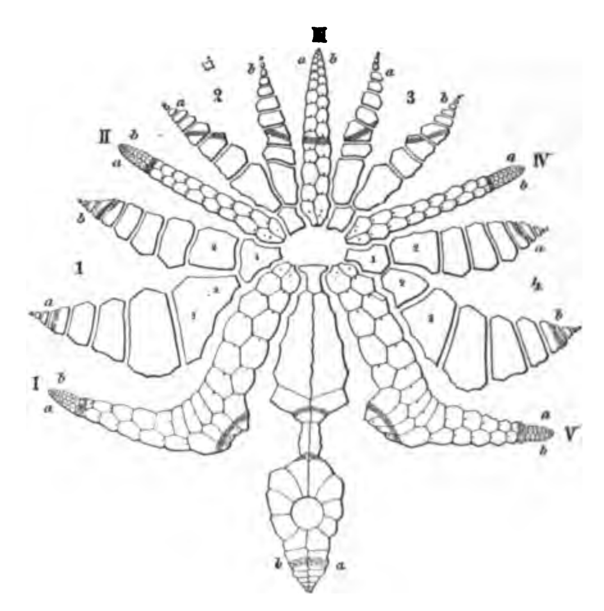


Fig. 93. Schematische Darstellung des Baues von *Brissopsis lyrifera*, nach Lovén.

Betrachtet man bei einem irregulären Seeigel, z. B. aus der Familie der Spatangiden, die Umgebung des Mundes und namentlich die Platten, mit welchen die Ambulacralzonen hier abschliessen, so findet man, dass diese nicht alle gleich sind, sondern dass von den zwei Täfelchen, mit welchen jede der Zonen

[1]) Études sur les Echinoides. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, vol. XI, Nr. 7.

endigt, das eine stets grösser und mit zwei Poren versehen ist, während das andere kleiner ist und nur eine Durchbohrung trägt. In der beistehenden Abbildung (Fig. 93) ist ein Spatangide *(Brissopsis lyrifera)* so dargestellt, dass seine Zonen auseinander genommen und in eine Ebene ausgebreitet sind; den Mittelpunkt bildet der Mund, von dem alle ambulacralen und interambulacralen Tafelreihen ausstrahlen, während die Spitzen aller einzelnen Strahlen sich im Scheitel vereinigen würden, wenn man sich den zerlegten Seeigel wieder zusammengesetzt denkt. Die Zeichnung ist so dargestellt, dass das vordere unpaarige Ambulacrum nach oben, das hintere unpaarige Interambulacrum mit dem After nach unten gerichtet ist; da nun ferner der Seeigel von seiner Unterseite gesehen wird, so ist natürlich die Orientirung verkehrt, die rechte Seite ist auf der Zeichnung links und umgekehrt.

Wenn wir nun die durchbohrten Ambulacralplatten um den Mund an dieser Zeichnung vergleichen, so sehen wir, dass bei den beiden hinteren paarigen Ambulacren symmetrische Anordnung herrscht, indem beiderseits die neben dem hinteren unpaarigen Interradius gelegenen Platten je zwei, die von demselben abliegenden nur je einen Ambulacralporus tragen; die beiden vorderen paarigen Ambulacra dagegen sind unsymmetrisch, indem im rechten (in der Zeichnung linken) das weiter nach vorne gelegene Täfelchen eine, das hintere zwei Poren trägt, während auf der linken Seite das entgegengesetzte Verhältniss herrscht; im vorderen, unpaarigen Ambulacrum endlich ist das rechte (in der Zeichnung linke) Täfelchen mit zwei Poren versehen, das linke mit einer.

Merkwürdiger Weise finden wir genau dieselbe Gruppirung in strengster Gesetzmässigkeit bei allen Spatangiden und auch bei allen anderen Seeigeln, nur mit der einen Abänderung, dass es sich bei den letzteren nicht immer um ein- und zweiporige, sondern allgemein um kleinere und grössere Tafeln handelt;[1]) auch die Regulären machen davon keine Ausnahme, und da nun der Interradius, an dessen Ende die Madreporenplatte steht, bei diesen in Beziehung auf die Endplatten der Ambulacra dieselbe Lage hat, wie bei den Irregulären, so kann man auch die Formen mit centralem After danach orientiren und mit Recht behaupten, dass auch bei ihnen die Madreporenplatte rechts vorne liegt.

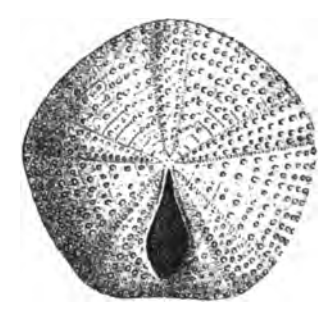
Wir haben gesehen, dass schon in der Stellung der Endplatten ein gewisser Contrast zwischen den zwei hinteren und den drei vorderen Ambulacralzonen existirt und dieser steigert sich bei vielen symmetrisch gebauten Formen ausserordentlich; um für solche Fälle eine bequeme und kurze Bezeichnung zu haben, fasst man die drei vorderen Ambulacra als »*Trivium*«, die beiden hinteren als »*Bivium*« zusammen.

---

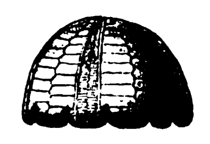
[1]) Es gilt das wenigstens von den Euechinoiden, während bei den paläozoischen Seeigeln noch kein hinreichendes Material zur Prüfung der Frage vorhanden ist.

Die Gnathostomen.

Die grosse Menge der Seeigel mit excentrischem After wird in zwei Hauptabtheilungen gebracht, die Gnathostomen oder Formen mit Kiefergebiss und die Atelostomen oder Formen ohne Kiefergebiss. Unter den ersteren begegnet uns die schon früher genannte Familie der Pygasteriden,[1]) welche in Jura und Kreide durch die Gattungen *Pygaster, Holectypus, Discoidea* und einige andere vertreten ist (Fig. 94). Der After ist excentrisch, die centrale Platte des Scheitels ist mit der rechten vorderen Genitaltafel verwachsen und als Madreporit entwickelt; in allen anderen Beziehungen ist wenigstens bei den geologisch älteren Typen, den Saleniden oder Diadematiden gegenüber kein nennenswerther Unterschied vorhanden. Die geologisch ältesten Repräsentanten dieser Abtheilung treten im Lias mit der schon genannten und beistehend abgebildeten Gattung *Pygaster* auf, bei welcher der sehr grosse After den Scheitel entweder geradezu ausrandet oder wenigstens noch auf der Oberseite gelegen ist, während derselbe bei anderen wie *Holectypus* und *Discoidea* (Fig. 95) auf der Unterseite liegt.


Fig. 94. *Pygaster umbrella* aus mittlerem Jura, nach Desor.

Für die ganze weitere Entwicklung der Seeigel ist diese Familie der Pygasteriden von höchster Bedeutung, indem sich alle anderen irregulären Stämme unmittelbar oder mittelbar auf dieselbe zurückführen lassen; trotzdem ist die Zahl der Gattungen, welche sie umfasst, nur gering und ihre Blüte nur von kurzer Dauer; ihre Entwicklung findet in Jura- und Kreideformation statt, schon im Tertiär scheinen nur mehr sehr spärliche Reste vorhanden, deren richtige Bestimmung wohl noch der Bestätigung bedarf, und die in neuerer Zeit gemachten Angaben über die Entdeckung eines recenten *Pygaster* scheinen auf Irrthum zu beruhen (Al. Agassiz, Blake Echini, pag. 51).


Fig. 95. Steinkern von *Discoidea* aus dem Gault, nach Desor.

Ein von den Pygasteriden sehr abweichendes Gepräge zeigen die Clypeastriden, die grösste Familie der gebisstragenden, irregulären Seeigel, deren erste und noch sehr unscheinbare Vertreter in der oberen Kreide auftreten, die aber erst im Tertiär und in der Jetztzeit zu voller Entwicklung gelangt. Der erste und auffallendste Gegensatz zeigt sich sofort in der Ausbildung der Ambulacra,

[1]) Ich führe hier für die bisher in der Regel als Galeritiden oder Echinoconiden bezeichnete Familie der irregulären Seeigel mit bandförmigen Ambulacren und Kiefergebiss den Namen der Pygasteriden ein; eine derartige Aenderung ist natürlich nothwendig geworden, seitdem Duncan gezeigt hat, dass die Gattung *Galerites (Echinoconus)* kein Kiefer-

welche hier nach ganz anderem Muster gebaut sind als bei allen bisher betrachteten Seeigeln; während bei diesen die Porenreihen der Ambulacra von oben bis unten gleichmässig und geradlinig verlaufen, sind sie bei den Clypeastriden und ebenso bei einigen der noch zu besprechenden Abtheilungen, bei Cassiduliden und Spatangiden »blumenblattförmig« oder »petaloidisch«; die beiden Porenstreifen einer Zone sind am Scheitel einander sehr genähert, divergiren dann, neigen sich aber bei ganz vollkommener Entwicklung noch auf der Oberseite wieder gegeneinander und bilden so blumenblattförmige Felder, die sogenannten Petaloidien, um welche herum die Porenpaare besonders stark hervortreten und noch besonders dadurch auffallender werden, dass sie meist durch eine Furche miteinander verbunden, »gejocht« sind; ausserdem sind die beiden Poren meist von ungleicher Gestalt. Diese Petaloidien sind bei manchen Gattungen nach unten vollständig geschlossen, bei anderen vereinigen sich beide Aeste nicht, sondern das Blatt bleibt offen; bei vollständiger Entwicklung der Petaloidien werden dann unterhalb derselben die Ambulacralporen sehr spärlich und undeutlich und treten meist nur in grösserer Entfernung voneinander einzeln auf, ja sie können ganz verschwinden.

Diese Ausbildung der Fühlergänge ist in ihrer typischen Entwicklung sehr bezeichnend und auffallend, man hat das Auftreten oder Fehlen derselben als ein Merkmal ersten Ranges für die Eintheilung der Seeigel in grosse Hauptabtheilungen zu benützen gesucht, und die ganze Masse der Euechinoiden in Formen mit bandförmigen Ambulacren (Desmostichier) und solche mit blumenblattförmigen Ambulacren (Petalostichier) geschieden. Dieser Vorgang kann jedoch nicht als ein naturgemässer bezeichnet werden; vielfach

---

gebiss besitzt (Geol. Mag., 1884, pag. 10). Der hier gelieferte Nachweis, dass wirklich kein Gebiss vorhanden ist, und dass die Annahme von Zähnen auf falscher Deutung beruht, ist sehr überzeugend, dagegen liegt noch keine befriedigende Deutung der zehn das Peristom von *Galerites albogalerus (Echinoconus conicus)* umgebenden Platten vor. — Hier mag auch daran erinnert werden, dass die Angabe von der Entdeckung eines winzigen *Pygaster* in den jetzigen Meeren sich nicht bestätigt hat; es handelt sich wahrscheinlich um ein Jugendexemplar eines *Echinolampas*. Durch die neuesten Untersuchungen hat sich die Schwierigkeit der Abgrenzung fossiler Pygasteriden von ähnlichen, aber zahnlosen Formen erheblich vergrössert, und es mag daher auch dahingestellt bleiben, ob die Angaben über das Vorkommen tertiärer Pygasteriden sich bestätigen werden. — Da es sich übrigens gezeigt hat, dass von einander in den meisten Merkmalen überaus nahestehenden Formen die einen Gebiss haben, die anderen desselben entbehren können *(Conoclypeus — Conolampas, Pygaster — Galeropygus)*, so wird wohl der Zweifel sehr berechtigt sein, ob denn dem Vorhandensein des Gebisses wirklich die hohe Bedeutung zukömmt, die man demselben jetzt allgemein zuschreibt. Weitere Untersuchungen werden darüber entscheiden müssen.

[1]) Vermuthlich schliesst sich hier die kleine, nur aus zwei Gattungen bestehende Familie der Conoclypeiden an, welche mit kräftigem Gebiss versehen ist, sonst aber viele Aehnlichkeit mit Cassiduliden (vergl. unten) zeigt. Die Vertreter der Familie finden sich in Kreide und Tertiär, namentlich im Eocän.

werden dadurch nahe verwandte Formen auseinander gerissen und mit ganz verschiedenen Typen zusammengeworfen; die Ananchyten und Dysasteriden (vergl. unten) werden von den Spatangen getrennt und mit den regulären Seeigeln zusammengestellt.[1]) Ferner ist ins Auge zu fassen, dass, so gross auch der Unterschied zwischen vollkommen bandförmigen und vollkommen petaloidischen Ambulacren sein mag, doch zwischen beiden alle möglichen Zwischenglieder vorhanden sind; es treten Formen auf, bei welchen die Ambulacra am Scheitel zwar petaloidisch beginnen, nach unten aber sich nicht zusammenschliessen und ebensowenig abschwächen, sondern in gleichmässiger Stärke bis zum Munde verlaufen; bei anderen verschwindet die Jochung der Poren, die beiden Poren eines Paares werden einander gleich, endlich tritt auch die blattförmige Anordnung um den Scheitel zurück, und so wird man durch eine Menge von Zwischengliedern von der blumenblattförmigen zur bandförmigen Entwicklung geführt, ohne dass man sagen könnte, wo die eine anfängt und wo die andere aufhört, und wenn auch bei anderen Merkmalen Aehnliches vorkommt, so ist doch gerade hier die Menge der Zwischenglieder und Uebergangsformen ganz besonders gross. Da nun überdies die Seeigel, welche im Alter Petaloidien besitzen, in früher Jugend bandförmige Ambulacra zeigen, so ist es klar, dass einem solchen Merkmale kein sehr hoher systematischer Werth beigelegt werden kann.

Bei den Clypeastriden ist die petaloidische Entwicklung der Ambulacra ausserordentlich vollkommen, breit blattförmig, ja die ambulacralen Zonen übertreffen sogar die interambulacralen in der Regel bedeutend an Breite; im Scheitelapparate sind die einzelnen Täfelchen so miteinander verwachsen, dass die Nähte zwischen denselben nicht mehr sichtbar sind, der Madreporit nimmt fast dessen ganze Ausdehnung ein, am Rande stehen die Genitalporen, ja bei einzelnen Formen sind diese ganz aus dem Scheitel verdrängt und stehen in einer der obersten Interambulacraltafeln. Der After ist klein, auf der Unterseite gelegen, der rundliche Mund steht in der Mitte der Unterseite und ist mit kräftigem Kiefergebisse versehen.

Als ein sehr eigenthümlicher Charakter ist endlich noch hervorzuheben, dass im Innern der Schale in den Interambulacralräumen mächtige Scheidewände oder Strebepfeiler von massivem Kalk auftreten.

So verschieden durch die Vereinigung aller dieser Merkmale ein typischer *Clypeaster* (Fig. 96) von einem Pygasteriden sein mag, so sind doch wichtige Bindeglieder zwischen den beiderlei Familien vorhanden; schon bei manchen Pygasteriden tritt ein erster Beginn petaloidischer Bildung der Ambulacra auf, namentlich ist bei *Holectypus* und einigen *Pygaster* in jedem Paare eine Pore

---

[1]) Lovén betrachtet sogar bei den spatangoiden Seeigeln das Auftreten bandförmiger Fühlergänge lediglich als Anpassung an den Aufenthalt im tiefen Wasser (On *Pourtalesia*, a genus of Echinoidea. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 1883, Bd. XIX, Nr. 7).

rund, die andere geschlitzt; auch das gewaltige Ueberhandnehmen der Madreporenplatte ist schon zu bemerken, und der Beginn der Entwicklung von inneren Scheidewänden ist bei der Gattung *Discoidea* zu sehen (vergl. oben S. 383). Auf der andern Seite tritt bei den Clypeastriden die kleine Abtheilung der Fibularinen auf, zu welcher alle geologisch alten Repräsentanten der Familie aus der Kreidezeit gehören; hier ist z. B. bei *Echinocyamus* die Entwicklung der Petaloidien noch sehr unvollkommen und dieselben weichen theilweise nur sehr wenig vom bandförmigen Typus ab, und auch die inneren Scheidewände zeigen sich noch nicht sehr entwickelt.



Fig. 96. Aufgebrochener *Clypeaster aegyptiacus*, von innen, mit den Stützpfeilern.

Auf diese Weise werden wir zu den typischen Repräsentanten der Familie, vor Allem zu *Clypeaster* selbst geführt, einer Gattung, zu welcher die grössten Seeigel gehören, die wir überhaupt kennen; die gewaltigen, dickschaligen, innen durch mächtige Strebepfeiler von Kalk noch verstärkten Gehäuse haben abgeflachte Unterseite, auf der fünf einfache Rinnen in ambulacraler Richtung vom Munde nach den Rändern verlaufen; die Oberseite ist manchmal abgeflacht, öfter mehr oder weniger hoch kegelförmig, in der Mitte häufig mit wulstig vortretenden Petaloidien (Fig. 97).

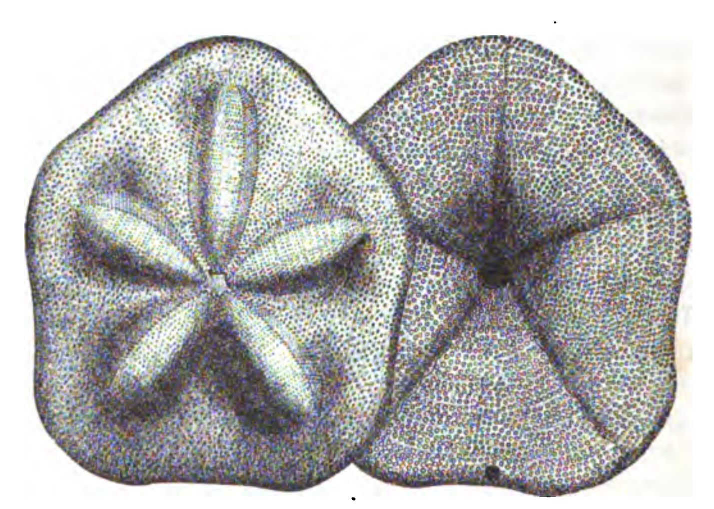


Fig. 97. *Clypeaster grandiflorus* aus dem Miocän, nach Desor.

In der Jetztzeit wohnen diese oft riesig grossen Seeigel in den warmen Meeren in brandenden Küstengewässern, deren zerstörender Wirkung zu widerstehen das überaus feste Gehäuse wie gemacht scheint. Unter ähnlichen Verhältnissen lebten sie auch im Tertiär, in dessen unterer Abtheilung sie wenigstens in Europa noch fehlen, während sie im oberen Tertiär, namentlich im

Miocän stellenweise in grosser Häufigkeit vorkommen; vor Allem berühmt wegen ihrer ausgezeichneten Erhaltung sind die Exemplare in den pliocänen Ablagerungen von Gizeh bei Cairo in Aegypten aus der nahen Umgebung der Pyramiden; in ungeheurer Menge treten sie in den sogenannten Leithakalken des Wiener Beckens, den Kalk- und Conglomeratbildungen aus der Strandregion des miocänen Meeres auf. Als noch zu Kalksburg bei Wien der allen dortigen Geologen wohlbekannte Steinbruch in Betrieb war, konnte man fast auf jedem Spaziergang dorthin darauf rechnen, ein halbes Dutzend dieser prachtvollen Fossilien zu finden, während man jetzt, nachdem der Bruch aufgelassen ist, schon weiter gehen muss, um solche Fundpunkte zu treffen.

Eine weitere sehr merkwürdige Abtheilung der Clypeastriden bilden die Scutellen, meist sehr grosse, aber überaus niedere, flache Seeigel, auf deren Unterseite nicht einfache, sondern mehrfach verzweigte Ambulacralfurchen verlaufen; neben der besonders im Miocän sehr verbreiteten Gattung *Scutella* gehören hierher namentlich einige höchst sonderbar aussehende Formen mit seltsam durchlöcherten oder ausgeschnittenen Gehäusen, wie die Gattungen *Amphiope, Encope, Runa, Mellita* u. s. w.

Wenn man diese merkwürdigen Seeigel sieht, sollte man kaum glauben, dass sie ihre eigenthümliche, flache Form erst im Alter erhalten. In der That verhält es sich jedoch so; in der Jugend sind die Thiere gewölbt und gerundet wie irgend ein anderer Seeigel, ja ihre Ambulacra sind bandförmig und die ganze Oberfläche mit grossen Stachelwarzen bedeckt, so dass man, abgesehen von dem schon in der Jugend excentrischen After, an einen Glyphostomen erinnert wird.[1])

Die Familie der Conoclypeiden, welche nur aus zwei Gattungen besteht und fast ganz auf das untere Tertiär beschränkt ist, hat, wie Zittel gezeigt hat, kräftiges Kiefergebiss, ist aber sonst von typischen Vertretern der Cassiduliden nicht zu unterscheiden, eine Thatsache, welche wenig zu der sehr hohen Bedeutung passt, die man dem Vorhandensein oder Fehlen des Kauapparates beimisst. Die Hauptgattung ist *Conoclypeus,* die bekannteste Art der riesige *C. conoideus.* Im Allgemeinen kommt diesen gewaltigen Formen, die namentlich in den Nummulitenbildungen der alpinen Region häufig, aber doch in ihrem Vorkommen räumlich wie zeitlich sehr beschränkt sind, eine grössere Wichtigkeit nicht zu, und wir gehen darum hier nicht näher auf deren Betrachtung ein. Das angebliche Vorkommen eines *Conoclypeus (C. Sigsbyi)* in den jetzigen Meeren hat sich nicht bestätigt, indem spätere Untersuchungen ergaben, dass dieser Form bei naher Uebereinstimmung in allen anderen Merkmalen das Gebiss fehlt; es musste daher eine neue Gattung *Conolampas* für diese Art begründet werden, welche nun bei den Cassiduliden untergebracht

[1]) Vergl. A. Agassiz, Illustrated Catalogue . . . Taf. XI, Fig. 1; Taf. XII, Fig. 1—4.

wird. Auch unter den fossilen Formen, die man zu *Conoclypeus* gestellt hatte, wies P. de Loriol das Vorkommen von Arten ohne Gebiss und mit entwickelten Phyllodien (vergl. unten) nach, welche er als *Phylloclypeus* zu den Cassiduliden stellte.[1])

Atelostomen.

Das Verhältniss zwischen Pygasteriden und Clypeastriden, wie es hier geschildert wurde, kann mit Bestimmtheit dahin gedeutet werden, dass die letzteren von den ersteren abstammen; allein noch nach einer andern Richtung sehen wir Formen, die mit diesen in so inniger Beziehung stehen, dass wir sie als Abkömmlinge der Pygasteriden betrachten können; es ist das die Gruppe der *Echinonei,* welche im Lias vereinzelt auftritt, im mittleren und oberen Jura ihren Höhepunkt erreicht und von da an sich in wenigen Vertretern bis heute erhalten hat.

Wir kommen damit auf das Gebiet der dritten grossen Abtheilung der Euëchiniden, zu den Atelostomen, den irregulären Formen ohne Kiefergebiss, deren einfachste Form die Echinoneiden darstellen; die geologisch älteste Gattung unter diesen, *Galeropygus,* stimmt mit *Pygaster* so sehr überein, dass ausser dem Fehlen des Gebisses und der dazu gehörigen Auriculae und der in Folge dessen mehr abgerundeten Form des Mundes ein Unterschied überhaupt nicht vorhanden ist, und es wird dadurch sehr wahrscheinlich, dass *Galeropygus* sich durch Verlust des Zahnapparates aus *Pygaster* entwickelt habe. Allerdings liegen keine Uebergangsglieder vor, an denen das allmälige Verschwinden des Gebisses nachgewiesen werden könnte, allein auch unter der Annahme, dass solche vorhanden waren, kann gar nicht erwartet werden, dass man den Vorgang an den versteinerten Stücken überhaupt beobachten könne. Die Zähne selbst sind bei den Pygasteriden sehr schwach und überaus selten erhalten, in der Regel schliesst man auf deren Vorhandensein aus der Anwesenheit von Auriculae, die übrigens auch selten genug nachgewiesen worden sind, vor Allem aber aus dem Auftreten von Einschnitten um den Mund, wie sie bei den Glyphostomen vorhanden sind; man überschätzt die Beobachtungen, wenn man behauptet, dass alle Pygasteriden Zähne gehabt haben, man kann höchstens sagen, dass das Vorhandensein solcher nach dem Auftreten der Einschnitte wahrscheinlich ist; dabei muss dann noch berücksichtigt werden, dass selbst diese Einschnitte bei vielen unter ihnen undeutlich und kaum sichtbar sind.

So kommt es auch, dass es oft überaus schwierig ist, im einzelnen Falle zu entscheiden, ob Zähne vorhanden sind oder nicht, mit anderen Worten, ob

---

[1]) Zittel, Handbuch der Paläontologie, Bd. I, S. 516. — A. Agassiz, Bulletin Mus. Comp. Zool., 1878, vol. V, Nr. 9, pag. 190. — A. Agassiz, Blake Echini, pag. 48. — P. de Loriol, Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. de Génève, 1880, vol. XXVII, pag. 79, 88.

man einen Pygasteriden oder einen Echinonier vor sich habe; es wird das am deutlichsten durch das schon erwähnte Beispiel einer der häufigsten fossilen Seeigelformen, der Galeriten *(Echinoconus)*, aus der Kreideformation erläutert, die man bisher allgemein für gezähnt gehalten hatte, und die erst in allerjüngster Zeit als atelostom und den Echinoniern zugehörig erkannt wurden. Es muss auch heute noch nach dieser Richtigstellung als zweifelhaft erscheinen, ob die Grenze zwischen beiden Abtheilungen endgiltig festgestellt ist, und ob nicht noch weitere Verschiebungen nothwendig werden; ja es ist die Möglichkeit gar nicht ausgeschlossen, dass Formen, die wir heute in eine Gattung stellen, sich in diesem wichtigen Merkmale verschieden verhalten.

Solche Beziehungen sind es, die wir in der That zu finden erwarten müssen, wenn wir annehmen, dass die *Echinonei* durch allmäligen Verlust des Gebisses aus den Pygasteriden hervorgegangen seien: ein immer undeutlicheres Hervortreten der Merkmale, die mit der Bezahnung in Verbindung stehen, bis sie verschwinden. Wenn man, wie es gewöhnlich geschieht, annimmt, dass beide Gruppen durch das genannte Kennzeichen scharf voneinander geschieden seien, so geht man damit weiter, als die thatsächlichen Beweise reichen.

Allerdings stimmen nicht alle Echinoneiden so nahe mit den Pygasteriden überein; manche nehmen eine unregelmässige, etwas in die Länge gezogene Gestalt an, der Mund steht nicht mehr genau in der Mitte, die Poren der Ambulacra sind theilweise nicht mehr rund, sondern schlitzförmig, Andeutungen von

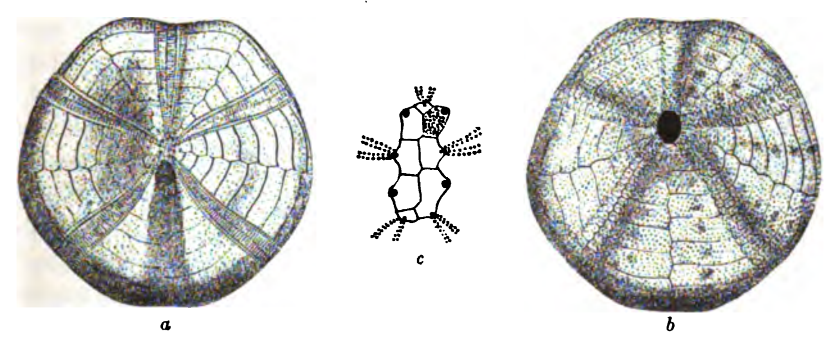


Fig. 98. *Hyboclypeus gibberulus* aus dem mittleren Jura, nach Desor. *a* von oben, *b* von unten, *c* Scheitelapparat, vergrössert.

petaloidischer Entwicklung treten hervor, und bei manchen drängen sich die Poren der Ambulacra um den Mund näher zusammen; endlich ist der Scheitelapparat bei vielen stark in die Länge gezogen, so dass Bivium und Trivium nicht genau auf einen Punkt gerichtet sind, sondern die drei vorderen Ambulacra sich in einem andern Punkte vereinigen als die beiden rückwärts gelegenen.

Diese Formen, von denen eine, ein jurassischer *Hyboclypeus*, vorstehend abgebildet ist (Fig. 98), sind von allergrösster Bedeutung, denn sie bilden den

Stamm, auf welchen sich alle anderen Abtheilungen der Atelostomen mit grosser Wahrscheinlichkeit zurückführen lassen. In erster Linie ist dies mit der grossen Familie der Cassiduliden der Fall, welche von den Echinonei, namentlich durch petaloidische Entwicklung der Ambulacra, sowie durch eine eigenthümliche Anordnung des Mundrandes, den sogenannten Floscellus, unterschieden sind; die Enden der Ambulacra werden hier dicht um den Mund breiter und tragen zahlreichere und deutlichere Poren, welche ähnlich wie in den Petaloidien des Scheitels blumenblattartig angeordnet sind; diese sogenannten Phyllodien liegen vertieft zwischen den wulstig vorspringenden Enden der Interambulacra. Der Floscellus sowohl als die Petaloidienbildung ist aber bei Weitem nicht bei allen Cassiduliden gleichmässig ausgebildet, während der erste Beginn zur Entwicklung derselben schon bei Formen wie *Hyboclypeus* und seinen Verwandten bemerkbar ist (Fig. 99). Der Uebergang von den Echinoniern zu den Cassiduliden ist ein so allmäliger und vollständiger, dass man keine Grenze zwischen beiden ziehen kann, und man betrachtet auch in der Regel die ersteren als eine Unterabtheilung der letzteren.[1])



Fig. 99. Floscellus eines Cassiduliden, nach Desor.

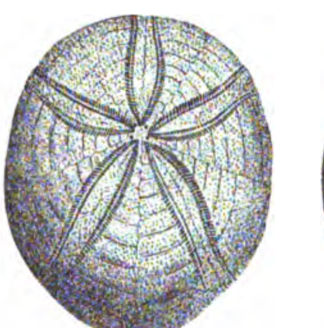




Fig. 100. *Echinolampas affinis* aus dem Eocän, nach Desor.

Die ältesten Cassiduliden treten im mittleren Jura auf, doch findet man weder hier, noch im oberen Jura Formen mit sehr deutlich entwickeltem Floscellus; unter den überaus zahlreichen Gattungen mag *Echinobrissus* genannt werden, eine den Echinonei noch sehr nahestehende Gattung, die in Jura und Kreide überaus verbreitet ist, aber in einer Art noch jetzt lebend bei Neu-Seeland gefunden worden ist. Eine der frühesten Gattungen mit deutlichen Petaloidien ist *Pygorhynchus* aus Jura- und Kreidebildungen, bei welcher man sehr deutlich sieht, wie bei den älteren jurassischen Arten die

---

[1]) Es ist angeführt worden, dass die nahen Beziehungen der Echinonier zu den Cassiduliden einen entscheidenden Beweis gegen die Verwandtschaft der ersteren mit den Pygasteriden liefern, eine Auffassung, für welche ich vergebens nach einer Begründung suche. Die Echinonier bilden eben das Bindeglied zwischen Pygasteriden und Cassiduliden, und es ist nicht klar, warum die Existenz eines solchen von vorneherein eine Unmöglichkeit sein soll.

Entwicklung eines Floscellus um den Mund nur erst angedeutet ist und dann bei den jüngeren Formen aus der Kreide mehr und mehr hervortritt; im Tertiär und in der Jetztzeit werden *Echinolampas* (Fig. 100) und *Echinanthus* als die wichtigsten Vertreter der Familie betrachtet werden können.

Ausser den Cassiduliden sind noch zwei weitere Formengruppen vorhanden, welche, unter sich nahe verwandt, sich den Echinonei anschliessen; es sind das die Dysasteriden oder Collyritiden und die Ananchytiden, die man häufig wegen der bandförmigen Ambulacra und des stark excentrischen Mundes in eine Familie der Holasteriden vereinigt. Bei allen bisher betrachteten irregulären Formen hatte sich nur der After aus dem Centrum entfernt, hier und bei den später zu besprechenden Spatangiden verlässt auch der Mund seinen Platz in der Mitte der Unterseite und rückt in die dem After entgegengesetzte Richtung nach vorne; doch ist die Abweichung von der normalen Stellung nicht sehr gross, indem er nie die Unterseite verlässt.

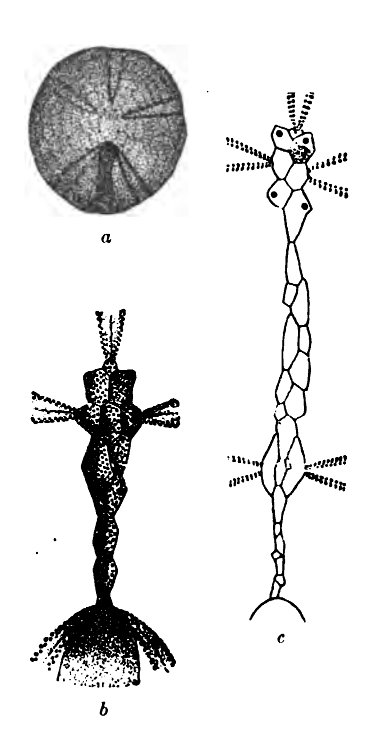


Fig. 101. *a Collyrites Ebrayi*, von oben. *b* Scheitelapparat desselben, nach Cotteau. *c* Scheitelapparat von *Collyrites ellipticus*, nach Desor.

Das auffallendste Merkmal der Dysasteriden *(Collyrites, Dysaster, Metaporhinus)* liegt darin, dass bei ihnen der Scheitelapparat stark in die Länge gezogen und geradezu in zwei Theile zerrissen ist (Fig. 101); wo die drei vorderen Ambulacra sich vereinigen, im Trivium, stehen vier Genital- und drei Augentäfelchen, dann schiebt sich nach rückwärts eine oft sehr lange Reihe überzähliger Platten ein und weit nach hinten folgt dann das Bivium mit zwei Augentäfelchen, in denen sich die beiden hinteren Ambulacra vereinigen.[1])

Allein nicht alle Glieder der in Jura- und Kreideformation verbreiteten Dysasteriden zeigen die Merkmale ihrer Gruppe in extremer Weise; einige geologisch alte Arten aus dem mittleren Jura wie *Collyrites ringens* und namentlich *Coll. Ebrayi* haben verhältnissmässig nur wenig excentrischen Mund, kaum mehr, als das bei *Hyboclypeus* unter den Echinonei

[1]) Ob die überzähligen Tafeln der Collyritiden dem perisomatischen Systeme angehören (vergl. Lovén, On *Pourtalesia*, pag. 11) und lediglich ausgebreitete Interradialtafeln sind, ist noch zweifelhaft; jedenfalls legt der Vergleich des Scheitels von *Hyboclypeus* mit demjenigen von *Collyrites Ebrayi* die Vermuthung nahe, dass man es mit Stücken zu thun habe, welche der centralen Platte des Scheitelapparates entsprechen.

der Fall ist, und bei *Coll. Ebrayi* ist auch die Entfernung zwischen Trivium und Bivium eine so geringe und die Zahl der zwischen beiden eingeschobenen Platten beträgt nur zwei, so dass ein sehr grosser Unterschied gegen *Hyboclypeus* darin nicht gegeben ist.

In derselben Weise schliesst sich die Familie der Ananchytiden an die Echinonier an, auch sie haben fast einfache Ambulacra, und mit Ausnahme einer Gattung *(Stenonia)* gestreckten Scheitelapparat, wie *Hyboclypeus;* der wesentlichste Unterschied besteht darin, dass bei den Ananchytiden der Mund in der Regel stark excentrisch nach vorne gelegen ist, doch sind auch hier vereinzelte Formen, namentlich aus der geologisch ältesten Gattung, *Holaster,* bei denen die Stellung kaum excentrischer ist als bei *Hyboclypeus;* eine eigenthümliche Veränderung des Mundes tritt bei verschiedenen Gattungen der Familie ein, indem dieselbe zweilippige Gestalt annimmt.

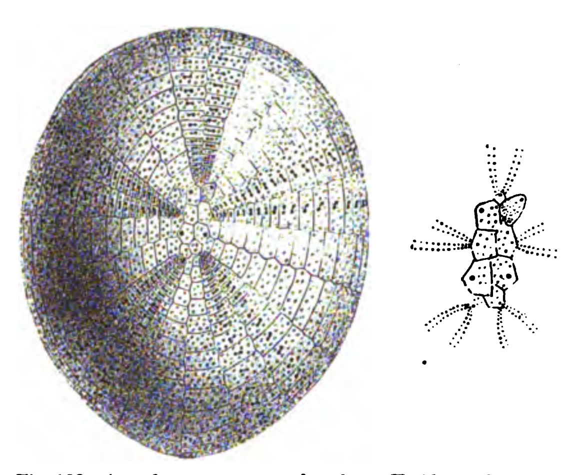


Fig. 102. *Ananchytes ovatus* aus der oberen Kreide, nach Desor.

Sehr eigenthümlich ist die geologische Verbreitung der Ananchytiden; sie erscheinen mit der Gattung *Holaster* in der unteren Kreide, werden dann in der oberen Kreide überaus häufig und mannigfaltig in ihren Formen und liefern eine Reihe von sehr charakteristischen Fossilien für den Geologen, vor Allem den überaus verbreiteten *Ananchytes ovatus* (Fig. 102), der sich namentlich in der weissen Kreide in Menge findet, allein schon im Tertiär sind sie fast ganz verschwunden. Ein einziges Exemplar eines echten Ananchytiden ist bis jetzt aus dem unteren Tertiär bekannt (*Oolaster* Laube);[1]) eine zweite Form, die wenigstens den Ananchyten nahe steht, aber schon mehr dem Charakter der Spatangiden sich nähert *(Palaeopneustes),* ist von Dames aus der Gegend von Vicenza beschrieben worden.[2]) Man glaubte mit grosser Sicherheit schliessen zu können, dass die ganze Familie ausgestorben sei, als plötzlich das Schleppnetz aus den grösseren Tiefen eine Anzahl jetzt lebender Vertreter zu Tage förderte (*Argopatagus, Genicopatagus, Homolampas, Urechinus* etc.) zusammen mit einer

[1]) Neues Jahrbuch, 1869, pag. 451.

[2]) Dames, Die Echiniden der vicentinischen und veronesischen Tertiärablagerungen. Palaeontographica, Bd. XXV, S. 46.

Anzahl höchst seltsamer Formen, welche theils den Ananchyten nahe stehen, theils etwas an die Dysasteriden erinnern, wie die Gattung *Calymne,* während wieder andere ganz eigenthümlichen und fremdartigen Charakter zeigen, wie die Pourtalesien.[1])

Die Spatangiden bilden die letzte Abtheilung der Seeigel, ausgezeichnet durch ihre am höchsten ausgebildete zweiseitige Symmetrie; die ganze Form ist meist der Länge nach gestreckt, Mund und After sind excentrisch, das vordere unpaarige Ambulacrum ist von den übrigen abweichend gebaut und durch schmälere Form und schwächere Poren ausgezeichnet, und ebenso unterscheiden sich in der Regel die vorderen paarigen Ambulacra von den hinteren; dasselbe Verhältniss herrscht auch in den interambulacralen Zonen; auch die Verzierung mit Warzen ist häufig in ausgezeichnet symmetrischer Weise angeordnet.

Im Scheitelapparate treten nur vier Genitaltafeln auf, von denen noch überdies eine, in seltenen Fällen sogar zwei undurchbohrt bleiben; die Madreporenplatte ist stets mit dem rechten, vorderen Genitaltäfelchen verwachsen, nimmt aber sehr häufig das ganze Centrum des Apex ein und drängt sich sogar zwischen den beiden hinten gelegenen Augentäfelchen nach rückwärts durch.[2])

Eine Eigenthümlichkeit des Baues, die fast ganz auf die Spatangen beschränkt ist und ausser bei ihnen nur noch bei einzelnen Ananchytiden auftritt, bilden die sogenannten Fasciolen; es sind das schmale, glatte oder fein gekörnte Bänder, welche, ohne eigentliche Warzen und Stacheln zu tragen, auf der Oberfläche der Schale verlaufen und bei Lebzeiten der Thiere mit Borsten versehen sind. Bald umschlingt ein solches Band die blattförmige Ambulacra (peripetale Fasciole), bald bildet sie einen geschlossenen Kranz unter dem stets an der abgestutzten Hinterseite gelegenen After (subanale Fasciole), bald zieht sie

---

[1]) Wir können auf diese verschiedenen Formen nicht näher eingehen, da sie fossil nicht vorkommen oder wenigstens nicht näher bekannt sind; dass solche Typen auch früher schon vorhanden waren, beweist ein leider sehr schlecht erhaltener kleiner Seeigel aus der senonen »Scaglia« der Südalpen, welcher offenbar einer neuen, am nächsten mit *Homolampas* verwandten Gattung angehört. — Unter den jetzt lebenden Tiefseeformen nähert sich wohl *Genicopatagus* den typischen Kreideananchyten, und speciell *Holaster* am meisten; alle anderen weichen von den Ananchyten dadurch ab, dass sie nur eine Pore auf jeder Ambulacraltafel haben. Bei den Formen mit zerrissenem Scheitelapparat, wie *Calymne,* ist dieses Merkmal ebenfalls vorhanden, und sie stehen den mit ihnen vorkommenden Formen mit zusammenhängendem Scheitel so nahe, dass ich sie nur als einen abweichenden Seitenzweig der Ananchytiden betrachten kann, der zufällig in einem Merkmale mit den Dysasteriden übereinstimmt, mit diesen aber nicht näher verwandt ist, d. h. nicht von ihnen abstammt. Ueber die so überaus fremdartigen Pourtalesiaden erlaube ich mir kein Urtheil. Vergl.: A. Agassiz, Challenger-Bericht; Lovén, *Pourtalesia.*

[2]) Bei den geologisch älteren Spatangen herrscht die Anordnung vor, dass der Madreporit nur mit der rechten vorderen Genitalplatte verwachsen ist (Ethmophrakti), während bei den jüngeren der Madreporit in der Regel an Ausdehnung gewinnt (Ethmolysii). Vergl. Lovén, *Pourtalesia,* pag. 71.

sich um den ganzen Umfang des Seeigels etwas über seinen Unterrand (marginale Fasciole); andere Modificationen, die sich finden, werden als interne, als laterale Fasciole bezeichnet, während manchen Formen jedes derartige Band fehlt. Es sind das lauter Merkmale, die sich als sehr charakteristisch erweisen und zur Unterscheidung der einzelnen Abtheilungen von grosser Wichtigkeit sind.

Die ersten Spatangen treten in der unteren Kreide auf, in welcher die Gattung *Toxaster* schon eine sehr wichtige Rolle spielt; alle Formen, welche hier vorkommen, haben noch keine Fasciole und fünfeckigen Mund; das letztere Merkmal bei den späteren Spatangiden sehr selten, hat sich jedoch in einer Gattung, *Palaeostoma,* bis auf den heutigen Tag erhalten, nach welcher man alle die Typen, welche diesen Charakter zeigen, als die Gruppe der Paläostominen bezeichnet.

Von der mittleren Kreide an treten dann die Formen mit zweilippigem Munde in Menge auf, und in den jüngeren Kreidebildungen spielt namentlich die Gattung *Micraster* eine sehr hervorragende Rolle; ihre höchste Blüte aber

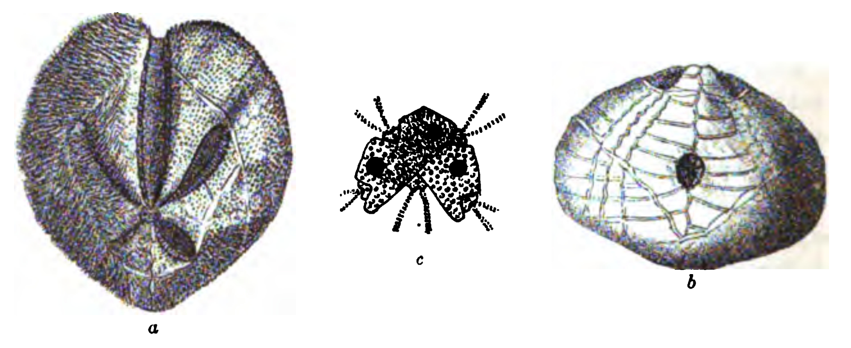


Fig. 103. *Schizaster canaliferus* aus dem Mittelmeer, nach Desor. *a* von oben, zur Hälfte mit Stacheln bedeckt, *b* von hinten, *c* Scheitelapparat.

erreichen die Spatangiden erst in der Tertiär- und Jetztzeit, und hier ist ihre Mannigfaltigkeit in der That eine ganz überraschende; es ist hier natürlich nicht möglich, auf diese verschiedenen Gattungen näher einzugehen, und es mag genügen, als ein Beispiel eine Art der Gattung *Schizaster* abzubilden (Fig. 103).

Die Beurtheilung der Abstammung der Spatangiden ist in vieler Hinsicht eine schwierige, namentlich deswegen, weil sie nach verschiedenen Richtungen hin bedeutende Aehnlichkeiten und unverkennbare Beziehungen zeigen. Einerseits stehen die einfachsten Formen, welche keine Fasciole tragen und deren nicht sehr weit nach vorne gerückter Mund noch keine Spur zweilippiger Bildung erkennen lässt, entschieden den Echinoniern nahe, welche so viele Beziehungen zu den höher organisirten Seeigeln erkennen lassen. *Hyboclypeus,* und noch mehr *Galeropygus,* mit ihren subpetaloidischen Ambulacren und nach vorne gerücktem Munde, liefern hier Anknüpfungspunkte. Auf der andern

Seite aber sehen wir, wie erwähnt, Gattungen, welche zwischen den Ananchytiden und den Spatangiden einen Uebergang vermitteln, indem die Ambulacra stärker petaloidisch sind als bei echten Mitgliedern der ersteren Familie und überdies Fasciolen auftreten; namentlich *Palaeopneustes* und *Linopneustes* stellen sich zwischen beide Abtheilungen. Es würde demnach fast den Anschein gewinnen, als ob sich die Spatangen aus zwei verschiedenen Wurzeln entwickelt, als ob hier zwei ursprünglich getrennte Stämme sich verschmolzen hätten, was entschieden unwahrscheinlich ist.

Allerdings tritt bei etwas näherer Prüfung sofort eine Thatsache hervor, welche der Annahme einer Abstammung der Spatangen von den Ananchytiden sehr grosse Schwierigkeiten entgegenstellt; die meisten Gattungen der letzteren haben zweilippigen Mund und namentlich ist das bei denjenigen der Fall, welche den Spatangiden am nächsten stehen. Unter diesen letzteren aber hat die ganze ursprüngliche und geologisch ältere Abtheilung der Paläostominen fünfeckigen Mund, diese können also nicht wohl von zweilippigen Formen abstammen, oder es ist ein solches Verhalten wenigstens im höchsten Grade unwahrscheinlich.

Wenn das aber auch richtig ist, so ist damit das Verhältniss zwischen Ananchytiden und Spatangiden nicht weniger schwierig; diese verwickelte Frage ist erst neuerdings durch die schönen Untersuchungen von Lovén aufgeklärt worden,[1]) welcher bei seinen Betrachtungen, namentlich von dem Vorkommen beider Abtheilungen, von ihrer Vertheilung auf verschiedene Tiefenstufen des Meeres hinwies. Die grosse Mehrzahl der Spatangen lebt in seichtem Wasser, nur einige wenige verirren sich in tiefe Regionen, ohne aber in diesen ihren Hauptsitz zu haben (*Echinocardium australe, Brissopsis luzonica* und *lyrifera, Schizaster Moseleyi* und *Orbignyanus)*. Aber unter allen Spatangen mit entwickelten Petaloidien findet sich nicht eine einzige Art, welche in der Tiefsee allein zu Hause wäre. Umgekehrt verhält es sich mit den recenten Formen, welche sich an die Ananchyten anschliessen und sehr schwach entwickelte Ambulacralporen haben, sowie mit den Pourtalesien, welche zum Mindesten in dieser Hinsicht aufs Aeusserste gesteigerte Ananchyten sind; von den hier in Betracht kommenden Gattungen *Pourtalesia, Spatangocystis, Echinocrepis, Urechinus, Cystechinus, Calymne, Argopatagus, Genicopatagus, Homolampas, Aceste, Aërope* und *Palaeotropus* lebt nur die letztgenannte in ziemlich geringen Tiefen von 80—375 Faden; *Argopatagus* ist an einer einzigen Stelle in 800 Faden Tiefe gefunden worden, in den übrigen zehn Gattungen gibt es nicht eine einzige Art, die nicht in Tiefen von mehr als 1000 Faden reichte, und nur sehr wenige derselben kommen vereinzelt etwas über der Tausendfadenlinie vor; im Durchschnitte kann man für die ganze Gruppe als mittlere Tiefe des Vorkommens 1600 Faden (über 3000 Meter) annehmen. Man kann geradezu

---

[1]) Lovén, *Pourtalesia.*

die Spatangen als die Seichtwasserformen, die Ananchyten und Pourtalesien als die Tiefseeformen des Spatangoidentypus bezeichnen. Da nun überdies bei den Spatangen im engeren Sinne die im tieferen Wasser lebenden Formen oft auffallend schwächer entwickelte Petaloidien haben als die des ganz seichten Wassers, so wird man zu der Ansicht geführt, dass man es mit einem Merkmale zu thun habe, welches von der Tiefe des Wassers unmittelbar beeinflusst wird. Natürlich darf man nicht annehmen, dass dieser Einfluss unmittelbar in der ersten Generation seine volle Wirkung ausübe, sondern es ist natürlich auch dazu Zeit nöthig; aber wir müssen die Ananchytiden und ihre Verwandten als die abyssischen Parallelformen der litoralen Spatangen bezeichnen, wir müssen sie als gemeinsam von der Echinonierwurzel ausgehende Formenreihen betrachten, deren jede durch die äusseren Lebensbedingungen ihre Entwicklungsrichtung erhalten hat. Jedenfalls ist zwischen den Ananchyten und Spatangen der Kreideformation der Unterschied bei Weitem nicht so gross als zwischen deren jetzt lebenden Verwandten, und so sehen wir, dass die Differencirung der Parallelreihen im Laufe der Zeit erheblich zugenommen hat.

Dass die Spatangen in genetischem Zusammenhange mit den übrigen Seeigeln stehen und in letzter Linie auf die Regulären zurückzuführen sind, geht wohl schon hinreichend aus ihrer Jugendentwicklung hervor; bei manchen Seeigeln gibt es eigenthümliche Brutvorrichtungen zur Aufbewahrung der Jungen, welche hier eine abgekürzte Entwicklung durchmachen. Bei gewissen Cidariden z. B. begeben sich die kleinen Exemplare, sobald sie das Ei verlassen haben, nach der Mundhöhle, das Mutterthier schlägt seine gewaltigen Stacheln über dieser wie ein Zelt zusammen, unter dem die unentwickelten Thierchen leben und aus dem sie sich bisweilen hervorwagen, um auf einem der grossen Stacheln der Mutter spazieren zu gehen. Unter den Spatangiden gibt es Formen, bei welchen die paarigen Ambulacra sehr tief eingesenkt sind, und bei manchen derselben, namentlich bei solchen aus dem antarktischen Ocean, dienen diese tiefen ambulacralen Gruben als Kinderstube, welche ebenfalls durch die Stacheln der Alten zugedeckt wird.



Fig. 104. Ganz junges Exemplar von *Hemiaster cavernosus*. Vergrössert, nach Agassiz.

Die Challenger-Expedition hat verschiedene solche Thiere mitgebracht, und A. Agassiz,[1] dem man eine ausgezeichnete Bearbeitung der Challenger-Seeigel verdankt, erhielt dadurch Gelegenheit, ganz kleine Individuen, namentlich von *Hemiaster cavernosus* (Fig. 104), zu untersuchen. Die Exemplare von zwei bis drei Millimeter Durchmesser hatten ganz den Charakter eines regulären Seeigels; der fünfeckige Mund liegt im Centrum der Unterseite, die Ambulacra sind

[1] A. Agassiz, Challenger-Bericht, S. 177. — Vergl. auch Lovén, *Pourtalesia*.

schmal und bandförmig, die Interambulacra breit, mit grossen Stachelwarzen und mächtigen Stacheln ausgerüstet. Der After befindet sich im Centrum des Scheitelapparates, und nichts erinnert daran, dass man es mit einem jungen Spatangiden zu thun hat, als die Anwesenheit einer peripetalen Fasciole.

Besonders merkwürdig ist die Art und Weise, in welcher der After aus der Mitte heraustritt, um die normale Spatangidenstellung am rückwärtigen Ende einzunehmen; er zieht dabei den hinteren Theil der ursprünglichen peripetalen Fasciole mit sich nach hinten und abwärts, so dass diese nun After und Petaloidien umfasst; gleichzeitig aber ergänzt sich die peripetale Fasciole in normaler Weise, und wir haben nun für einige Zeit eine Form mit peripetaler und lateraler Fasciole, bis endlich der zur Lateralfasciole gewordene hintere Theil der ursprünglichen Peripetalfasciole verschwindet und nur die secundäre, ergänzte Peripetale vorhanden ist. Es ist dieser Vorgang von höchstem Interesse, weil er uns den Zustand, der bei vielen Gattungen, z. B. bei *Linthia* und *Schizaster,* lebenslänglich bleibt (vergl. die Abbildung S. 394), nämlich die Combination von lateraler und peripetaler Fasciole in seiner Entstehung und dann wieder als Uebergang zu einem andern Stadium, der alleinigen Entwicklung der Peripetalfasciole zeigt.

Linthia und *Schizaster* können geradezu als persistente Jugendtypen von *Hemiaster* betrachtet werden. Diese Erscheinung ist aber noch in anderer Richtung sehr instructiv; in erster Jugend ist bei *Hemiaster cavernosus* die Peripetalfasciole allein vorhanden, später gesellt sich eine Lateralfasciole dazu, endlich verschwindet diese und es ist nur mehr die Peripetalfasciole vorhanden, die aber wenigstens in ihrem hinteren Ende nicht mehr die ursprüngliche, sondern eine secundäre Bildung ist. Wir sehen darin offenbar die Rückkehr zum ursprünglichen Typus, lernen aber dabei auch, dass dasselbe Organ, die Peripetalfasciole, bei verschiedenen Formen eine ganz verschiedene ontogenetische Geschichte hinter sich haben kann, eine Erscheinung, die bei Verwendung der embryologischen Vorgänge für Folgerungen in Beziehung auf die Stammesgeschichte zu grosser Vorsicht mahnt.

Verbreitung der Seeigel.

Wir sind zu dem Ergebnisse gelangt, dass zwischen den einzelnen Familien der mesozoischen und noch jüngeren Seeigel meist keine scharfen Grenzen vorhanden, und dass demnach eine Entwicklung derselben auseinander wahrscheinlich wird; bei richtiger Prüfung ergibt sich auch, dass die Reihenfolge, in welcher die einzelnen Familien auftreten, mit einer solchen Annahme im Einklange steht, eine Auffassung, die allerdings nicht von allen Seiten getheilt wird. Es ist hervorgehoben worden, dass plötzlich und unvermittelt mitten im Jura ungefähr gleichzeitig eine Reihe neuer Typen, die Pygasteriden, Echinonei, Col-

lyriten und Cassiduliden erscheinen, dass in der unteren Kreide sich dieselbe Erscheinung bezüglich der Spatangen und Ananchyten wiederholt, und dass ein solches unvermitteltes Auftauchen gegen die Annahme einer allmäligen Entwicklung spricht; wir werden untersuchen, ob das wirklich der Fall ist.

Wenn wir ganz allgemein das Vorkommen der Seeigel in den verschiedenen Sedimenten betrachten, so finden wir durchgehends, dass ihre Verbreitung eine äusserst unregelmässige ist. Fassen wir das älteste Auftreten von mesozoischen Seeigeln in der Trias ins Auge, so ergibt sich, dass sie, so weit die Ablagerungen dieser Formation bekannt sind, mit einer einzigen Ausnahme überall sehr selten und vereinzelt auftreten; diese eine Ausnahme bilden die bekannten Tuffe von St. Cassian in Tirol, die eine grosse Anzahl von Echiniden geliefert hat, leider meistens nur Radiolen oder vereinzelte Tafeln, während ganze Körper sehr selten und meist sehr klein sind. Wäre dieser eine Punkt nicht bekannt, so könnte man leicht zu der Annahme verleitet werden, dass die ganze Triaszeit überhaupt sehr arm an Seeigeln gewesen sei. Diese Vermuthung ist angesichts der Cassianer Fauna unhaltbar, und wir können nur annehmen, dass die uns bekannten Triasbildungen fast durchgehends sich unter Verhältnissen abgelagert haben, die dem Fortkommen der Seeigel ungünstig waren, während sie in jener Zeit in anderen noch nicht untersuchten Gegenden eine ebenso bedeutende Rolle spielen mögen als in Westeuropa in den Oolithen des mittleren Jura oder in vielen oberjurassischen Bildungen.

Auch aus dem Lias kennen wir bisher nur wenige Seeigelreste, ohne dass wir zur Annahme berechtigt wären, dass das mehr als eine locale, für unsere europäischen Vorkommnisse giltige Erscheinung sei. Jedenfalls haben solche Unregelmässigkeiten zur Folge, dass mit dem erstmaligen Eintreten für die Echiniden günstiger Verhältnisse, also in Europa im mittleren Jura plötzlich eine Menge von Formen auftauchen, die wir aus älteren Bildungen noch nicht kennen, oder die in denselben äusserst selten sind; es ist das aber nicht die Folge davon, dass diese Typen damals plötzlich entstanden sind, sondern die einfache Erklärung besteht darin, dass hier zum ersten Male seit langer Zeit in Europa für die Entwicklung von Seeigeln günstige Verhältnisse auftreten. Es ist kaum begreiflich, dass man so vielfach noch den rein localen Charakter solcher Erscheinungen übersieht und ihnen allgemeine Bedeutung beimisst.

Das Auftauchen der meisten Abtheilungen der regulären Echiniden fällt gerade in die überaus ungünstige Periode der Triasbildungen, und wir können daher nichts Bestimmtes über dieselben aussagen. Bei den irregulären dagegen gestaltet sich die Sache anders; unter diesen stehen die Pygasteriden den Regulären am nächsten, und unter ihnen ist es wieder *Pygaster,* der den ursprünglichsten Typus darstellt. In der That ist *Pygaster Reynesi* aus dem mittleren Lias der älteste irreguläre Seeigel, den wir kennen. An die Pygasteriden schliessen sich die Echinonei an, von welchen *Galeropygus,* dem *Pygaster* nächst ver-

wandt, im oberen Lias auftritt, während die von den Echinonei sich abzweigenden Gruppen der Dysasteriden[1]) und Cassiduliden erst im mittleren Jura vorkommen. Bei den Cassiduliden tritt wieder das auffallendste Merkmal, der Floscellus, im Jura nur wenig hervor, Formen, bei welchen er sehr gut entwickelt ist, sind erst in der Kreidezeit zu finden. In ähnlicher Weise ist unter den Ananchytiden die den Echinonei am nächsten stehende Gattung *Holaster* die geologisch älteste, und ebenso sind die ältesten Spatangiden noch durch fünfeckigen Mund und Mangel an Fasciolen ausgezeichnet. Unter den Clypeastriden sind die ältesten Repräsentanten in der oberen Kreide noch durch unvollkommene Petaloidien und wenig entwickelte innere Scheidewände charakterisirt und dadurch den Pygasteriden genähert.

Beziehungen der Seeigel zu den Cystideen.

Wir haben hier eine Reihe von sehr wichtigen Bestätigungen der Annahme einer genetischen Entwicklung der Seeigel durch die Art ihres geologischen Vorkommens; mögen auch manche bedeutende Lücken und schwierige Räthsel vorhanden sein, so ist doch insoferne unsere Kenntniss der Seeigel eine befriedigende, als wir wenigstens in grossen Zügen die Entwicklung derselben überblicken und einen genetischen Zusammenhang zwischen den grossen Hauptabtheilungen wie zwischen deren einzelnen Gliedern als wahrscheinlich bezeichnen können. Eine andere Frage, die sich uns stellt, ist die, ob die Classe in ihrer Gesammtheit mit irgend einer andern Abtheilung der Echinodermen in Verbindung gebracht werden kann. Vergleichen wir die Seeigel mit allen anderen jetzt lebenden Echinodermen, so ist es klar, dass trotz mancher Homologien im Einzelnen, namentlich mit den Seesternen, weniger mit den Crinoiden,[2]) doch nirgends ein Grad von Annäherung vorhanden ist, der auf eine sehr nahe Verwandtschaft gedeutet werden könnte; auch die tertiäre und die mesozoische Zeit liefert nichts der Art, und erst in dem paläozoischen Zeitalter begegnen uns Formen, welche theils scheinbar, theils in Wirklichkeit sich den Seeigeln mehr nähern. Es sind sowohl die Blastoideen, Formen, welche im oberen Silur erscheinen und im Kohlenkalke ihre Hauptblüthe erreichen, als auch die Cystideen, welche zuerst in cambrischen Schichten auftreten und zum grössten Theile mit dem Silur wieder erlöschen, mit den Seeigeln verglichen worden, die ersteren, wie wir später sehen werden, ebenso sehr mit Unrecht als die letzteren mit Recht.

---

[1]) Von einem Autor wurde allerdings vor Jahren ein *Collyrites* aus dem oberen Lias angegeben, später aber nie wieder erwähnt, so dass jene erste Notiz wohl auf einem Irrthume beruhen dürfte.

[2]) Dass eine specielle Homologie zwischen dem Seeigelscheitel und dem Crinoidenkelche nicht herrscht, wird unten gezeigt werden.

Vor Allem ist hier ein Fossil von Wichtigkeit, welches von Wyv. Thomson als *Echinocystites* beschrieben wurde[1]) und später von Zittel den Namen *Cystocidaris* erhalten hat; dasselbe stammt aus den silurischen Ablagerungen von Leintwardine in England. Bandförmige Ambulacra verlaufen vom Munde nach dem Scheitel, der nicht gut erhalten ist, in den Interambulacren stehen zahlreiche unregelmässige Reihen schuppiger Täfelchen, mit Stacheln, wie sie die Seeigel führen; der Mund zeigt ein kräftiges Kiefergebiss. Aber neben diesen Echinoidenmerkmalen finden sich andere, sehr weit abweichende Charaktere. Die Madreporenplatte liegt nicht im Scheitel, sondern isolirt in einem Interambulacrum. Der After ist ebenfalls ausserhalb des Apex, aber nicht wie bei allen bekannten irregulären Seeigeln in der Mitte, sondern ganz an der Seite eines Interambulacrums, vor Allem aber ist als wichtigster Charakter das Vorhandensein eines aus mehreren Klappen bestehenden, eine flache Pyramide darstellenden Verschlussapparates für den After zu nennen, eine sogenannte Analpyramide, wie sie sonst unter allen Echinodermen einzig nur bei den Cystideen auftritt. An diese Classe erinnert auch die Lage des Afters und der Madreporenplatte, ja man kann sagen, dass *Cystocidaris* ebensoviel vom Seeigel als von der Cystidee an sich hat und beide miteinander verbindet.

Die Cystideen.

Wir gelangen damit zu einer zweiten grossen Hauptclasse der Echinodermen, zu den Cystideen, welche schon in der cambrischen Formation in einigen Gattungen auftreten, im Silur den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen und dann sehr rasch zurückgehen, so dass schon im Devon und in der Kohlenformation nur mehr schwache Reste vorhanden sind; aus dem Perm ist keine Cystidee mehr bekannt. Die Zahl der Gattungen und Arten ist keine bedeutende, und es dürften bis heute kaum mehr als 70 Gattungen mit 240 Arten bekannt sein; allein die Mannigfaltigkeit ist eine überaus grosse und die Verschiedenheit zwischen extremen Formen vielleicht grösser als in irgend einer andern Abtheilung der Echinodermen. Da auch schon in den cambrischen Schichten sehr weit voneinander abweichende Formen auftreten, so kommen wir zu dem Ergebnisse, dass dieser Stamm schon vor der cambrischen Zeit eine sehr lange Geschichte haben und weit in die archaische Periode zurückreichen muss.

Die nähere Kenntniss der Cystideen haben wir in erster Linie L. v. Buch zu danken, und seit seinen Tagen ist eine grössere Anzahl von Werken über

[1]) Edinburgh New Phil. Journ., 1861, vol. XIII, pag. 106. — Zittel, Paläontologie, Bd. I, S. 480.

diesen Gegenstand erschienen.[1]) Dagegen fehlt es an einer zusammenfassenden Bearbeitung des gesammten Materials meist sehr seltener Formen, welches in den verschiedensten Sammlungen zerstreut liegt, und so sind wir über manche wichtige Punkte im feineren Baue dieser Thiere und über die Verwandtschaft der einzelnen Gattungen untereinander nur sehr unzureichend unterrichtet. Allerdings ist in neuester Zeit wenigstens eine umfassende Monographie einer sehr grossen Localfauna von Cystideen, derjenigen der böhmischen Silurbildungen erschienen, und Barrande hat in derselben wieder seine bekannte Genauigkeit und Schärfe der Beobachtung, leider zum letzten Male bewährt; aber gerade bei den böhmischen Cystideen ist der Erhaltungszustand ein überaus schlechter, und den morphologischen Fragen finden wir in der Darstellung nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

Die Mannigfaltigkeit der Cystideen ist, wie schon erwähnt, eine auffallend grosse; die Mehrzahl derselben ist mit einem meist schwachen und kurzen Stiel versehen, welcher sich bald an einen festen Körper ansetzt, bald sich nach unten zuspitzt und nicht zur Anheftung geeignet ist; andere sind mit ihrer ganzen Unterseite an einen festen Körper angewachsen, wieder andere sind ganz frei und ungestielt. Der Körper ist von überaus wechselndem Umrisse, oval, rund, scheibenförmig, cylindrisch, die Tafeln desselben an Zahl überaus wechselnd, bald von Poren durchsetzt, bald compact. Von ambulacralen Organen sind bald schwache Arme vorhanden, bald nur oberflächliche Ambulacralrinnen, bei wieder anderen scheinen diese unter der kalkigen Tafeldecke »subtegminal« aufzutreten. Der Mund und überhaupt die Bauchseite ist nach oben gerichtet, wie bei den Crinoiden.

---

[1]) L. v. Buch, Ueber Cystideen. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1845. — A. v. Volborth, Ueber die russischen Sphaeroniten, eingeleitet durch einige Betrachtungen über die Arme der Cystideen. Verhandlungen der Petersb. mineralog. Gesellschaft, 1845/46, S. 161. — E. Forbes, On the Cystideae of the Silurian Rocks of the British Islands. Memoirs of the Geol. Survey of Great Britain, 1848, vol. II, Part 2, pag. 483. — Joh. Müller, Ueber den Bau der Echinodermen. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1853. — E. Billings, On the Cystideae of the Lower Silurian Rocks of Canada. Geol. Survey of Canada, Figures and descriptions of Canadian Organic Remains, 1858, Decade III, pag. 9. — F. Hall, Palaeontology of New York, 1852, vol. II; 1859, vol. III. — Eichwald, Lethaea rossica, 1859, Bd. V. — F. Hall, 20. and 24. annual report on the New York State Museum of natural history, 1868, 1878. — E. Billings, Notes of the structure of Crinoidea, Cystidea and Blastoidea. Sillim. Journ., 1869, vol. XLVIII, pag. 83; 1870, vol. XLIX, pag. 51. — Fr. Schmidt, Ueber einige neue oder wenig bekannte baltisch-silurische Petrefacten. Mémoires de l'académie de St.-Pétersbourg, 1874, vol. XXI. — Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. IV. — Angelin, Iconographia Crinoideorum in stratis Sueciae siluricis fossilium, 1878. — A. v. Koenen, Ueber neue Cystideen aus den Caradocschichten von Montpellier. Neues Jahrbuch, 1886, Bd. II, S. 246. — Barrande, Système silurien du centre de la Bohême, vol. VII, partie 1, Cystidées.

Die grosse Verschiedenheit zwischen einzelnen Gruppen der Cystideen einerseits und der Umstand andererseits, dass diese Classe mit verschiedenen anderen Abtheilungen der Echinodermen durch Uebergänge verbunden ist, erschweren es wesentlich, die entscheidenden Charaktere der ersteren anzugeben: die wesentlichsten und am allgemeinsten giltigen Eigenthümlichkeiten sind das Zurücktreten des fünfstrahligen Baues, an dessen Stelle meist nicht zweiseitige Symmetrie, sondern unregelmässige Anordnung tritt, und ferner das Vorhandensein eines aus mehreren kalkigen Klappen bestehenden, meist pyramidenförmigen Verschlusses der Afteröffnung. Andere Merkmale, wie das Vorhandensein und die Anordnung von Poren in den Täfelchen sind zwar den Cystideen eigenthümlich, aber nicht bei allen Formen vorhanden.

Um uns über den Bau der Cystideen im Allgemeinen zu orientiren, müssen wir etwas näher auf die einzelnen Theile derselben eingehen. Der Körper, welcher von sehr veränderlicher Gestalt, am häufigsten aber kugelig oder ellipsoidisch ist, wird wie bei Seeigeln, Crinoiden u. s. w. von einer kalkigen Hülle umgeben, die aus einzelnen Täfelchen zusammengesetzt ist; diese Täfelchen bestehen aus kohlensaurem Kalk und sind meist fest mit einander verbunden, nur in einzelnen Fällen scheint schuppig bewegliche Anordnung vorhanden. Während bei anderen Echinodermen die kalkige Körperbedeckung aus einer einzigen homogenen Kalklage besteht, findet bei einem Theile der Cystideen ein anderes Verhältniss statt; nachdem Spuren davon schon früher bemerkt worden waren,[1] zeigte Barrande (a. a. O.), dass bei einer Anzahl von Gattungen die Hauptlage der Körpertafeln sowohl nach aussen, wie nach innen, gegen den Leibeshohlraum von einer dünnen Kalkschicht bekleidet ist, die wir als äussere und innere Deckschicht bezeichnen wollen. Diese Deckschichten sind namentlich bei *Echinosphaerites, Aristocystites, Proteocystites, Dendrocystites, Deutocystites, Orocystites* beobachtet.

Die äussere Deckschicht bildet eine zusammenhängende Lage, welche namentlich alle Poren der eigentlichen Körpertafeln verschliesst, so dass dieselben, ohne nach aussen zu münden, blind endigen; bei manchen ist sie auch kräftig genug, um alle Sculptur der Körpertafeln und die Nähte zwischen diesen zu verhüllen, so dass dieselben erst nach Entfernung der Epidermis sichtbar werden, und so lange diese vorhanden ist, die ganze Oberfläche glatt und gleichmässig erscheint. Die innere Deckschicht dagegen wird von Poren durchsetzt, wo solche in den Körpertafeln vorhanden sind.

Die beiden Deckschichten sind bei einigen Gattungen mit Sicherheit nachgewiesen, doch ist die Zahl derselben keine sehr beträchtliche;[2] ob dieselben

[1]) Eichwald, Lethaea rossica, Bd. I.

[2]) Wenn Eichwald von Epidermis spricht, so ist darunter, wenigstens in vielen Fällen, nicht die äussere Deckschicht, sondern nur die Oberfläche der Körpertafeln gemeint.

bei allen Cystideen vorhanden waren, ist zum Mindesten zweifelhaft, namentlich aber darf nicht angenommen werden, dass auch bei den Arten mit wenigen grossen Porengruppen diese Oeffnungen verdeckt waren. Jetzt, da die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gelenkt ist, wird man wohl bald Näheres darüber hören, und die trefflich erhaltenen skandinavischen, russischen und amerikanischen Exemplare werden wohl ein Urtheil gestatten. Hier mag nur auf einen Punkt aufmerksam gemacht werden; Angelin führt in seiner Monographie der schwedischen Crinoiden einige Gattungen, die für gewöhnlich als porentragend betrachtet werden, als porenlos an (a. a. O., S. 28. *Echinosphaerites, Megacystites* oder *Holocystites, Caryocystites*). Es scheinen das diejenigen Formen zu sein, bei welchen die Poren durch eine Deckschicht geschlossen sind, während bei den anderen nichts von einer solchen zu sehen war.

Die Zahl der Tafeln, welche die Schale der Cystideen zusammensetzen, ist eine sehr wechselnde; bei *Hypocrinus* und *Cryptocrinus* beträgt sie nur dreizehn, während sie bei *Glyptosphaerites, Echinosphaerites* u. s. w. weit über hundert steigt; die Mittelstufen zwischen diesen Extremen sind aber nicht in ganz gleichmässiger Weise vorhanden, sondern man kann sehr wohl einen vieltäfligen und einen wenigtäfligen Typus unterscheiden, zwischen denen nur eine ziemlich beschränkte Anzahl von Zwischengliedern vorhanden ist. Bei den meisten vieltäfligen Formen *Glyptosphaerites, Echinosphaerites, Mesites, Sphaeronites, Arachnocystites* (vergl. unten), *Agelacrinus* u. s. w., sind die Tafeln ohne jede erkennbare Ordnung gruppirt, und nur bei wenigen und nicht extremen Typen tritt eine noch unvollkommene und unregelmässige Ausbildung von Horizontalreihen oder Kränzen ein, welche zwischen Unterseite und Scheitel liegen (z. B. *Aristocystites*). Diese Entwicklung zeigt sich dann bei den wenigtäfligen Formen in sehr vollkommener Weise und bekundet dadurch entschiedene Aehnlichkeit mit den Verhältnissen, wie wir sie bei den Crinoiden kennen lernen werden. Den untersten Kranz von Tafeln, welcher sich unmittelbar an den Ansatz des Stieles, wo ein solcher vorhanden ist, anschliesst, bezeichnet man als Basis, darüber folgen dann eine oder mehrere Zonen von Seitentafeln, die Oberseite wird von den Scheiteltafeln eingenommen. Eine weitere Annäherung an die Crinoiden findet bei einigen der wenigtäfligen Cystideen statt, indem bei denselben die Fünfzahl in den Kränzen der Seitentafeln hervortritt, so bei *Hypocrinus, Echinocystites, Lepadocrinus, Echinoencrinus, Glyptocystites* u. s. w. Diese Beziehungen werden noch deutlicher, wenn noch eine Differencirung in der Weise eintritt, dass die Täfelung der Kelchdecke wesentlich andere Gestalt annimmt als diejenige der Seiten und der Basis, wie das am vollständigsten bei *Caryocrinus* der Fall ist.

Grosses Gewicht wird auf das Vorhandensein oder Fehlen von Poren in den Körpertafeln gelegt; bei manchen fehlen dieselben vollständig (*Ateleocystites, Cryptocrinus, Malocystites, Agelacrinus, Edrioaster* u. s. w.); bei anderen ist

die ganze Tafel von einer grossen Menge regellos vertheilter Röhren durchzogen, welche nicht immer gerade, sondern häufig etwas gebogen von der äusseren zur inneren Oberfläche verlaufen, wie das namentlich bei einer Reihe böhmischer Formen, bei *Aristocystites, Craterina* und anderen der Fall ist; aber auch anderwärts kommen ähnliche Bildungen vor, namentlich bei der im Silur von Frankreich, Spanien und Portugal auftretenden Gattung *Calix*,[1]) doch scheinen diese Typen mit einfachen Poren bis jetzt fast ganz auf die Region beschränkt, welche Barrande als die grosse mitteleuropäische Zone bezeichnet, während sie ausserhalb dieses Bezirkes mindestens sehr selten zu sein scheinen. Ich wüsste nur Angelin's *Sphaeronites dalecarlicus* (Angelin, Icon. Crin., pag. 31, Taf. XXVII, Fig. 9) als wahrscheinlich hierher gehörig zu nennen.

Weit verbreiteter als dieser Typus ist ein anderer, bei welchem stets je zwei Poren einander sehr genähert stehen, und durch eine kleine, gerade, seltener bogenförmige Linie miteinander verbunden, »gejocht« sind; solche Porenpaare stehen in der Regel auf einer kleinen, warzigen Erhöhung oder Facette, oder in einer kleinen Vertiefung der Kelchoberfläche und sind in grosser Zahl über diese vertheilt. Hervorgehoben zu werden verdient, dass sowohl die Doppelporen, als die eben besprochenen Einzelporen ganz auf die Gruppe der Cystideen mit vielen Tafeln beschränkt sind; im Allgemeinen dürfte dem Unterschiede zwischen den beiderlei Typen kein sehr hoher morphologischer Werth beigelegt werden, da in einzelnen Fällen von überaus nahe miteinander verwandten Formen die eine einfache, die andere Doppelporen trägt, ja Barrande vereinigt sogar solche Arten zu ein und derselben Gattung *(Aristocystites)*. Die wichtigsten Genera mit Doppelporen sind *Glyptosphaerites, Sphaeronites, Mesites, Asteroblastus, Gomphocystites, Aristocystites, Proteocystites*.

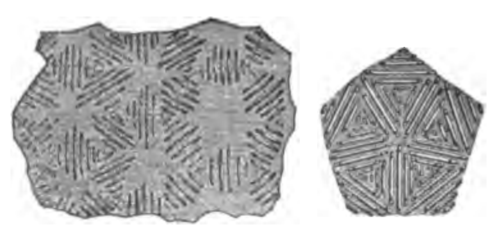


Fig. 105. Porenrauten von Cystideen, nach Zittel.

Die verbreitetste Ausbildungsweise der Poren ist diejenige der sogenannten Porenrauten oder Porenrhomben (Hydrospiren, Hydrophoren),[2]) welche sowohl bei Formen mit vielen, als bei solchen mit wenigen Tafeln auftreten (Fig. 105). Die Poren sind so angeordnet, dass jede Gruppe derselben den Umriss einer Raute oder eines Rhombus bildet; diese Rauten liegen so, dass durch deren Mitte stets die Naht zwischen zwei Tafeln

[1]) Marie Rouault, Oeuvres posthumes, publiées par les soins de M. Lebesconte, 1883 (war mir nicht zugänglich). — Vergl. auch Barrande, Cystidées, pag. 105.

[2]) Ich vermeide die Ausdrücke Hydrospiren oder Hydrophoren, da in den Namen eine bestimmte Ansicht über die Bedeutung dieser doch noch in vieler Beziehung räthselhaften Gebilde ausgedrückt wird.

hindurchgeht und die Rauten halbirt. Ausserdem sind stets je zwei einander entsprechende Poren durch eine deutlich sichtbare Querröhre miteinander verbunden, so dass auf diese Weise eine sehr auffallende und charakteristische Oberflächenzeichnung hervorgebracht wird. Die Poren dieser Rauten durchsetzen die ganze Dicke der Tafeln und münden entweder frei nach aussen, oder in eine der erwähnten Querröhren; bisweilen sind sie durch ein feines Häutchen geschlossen, und bei den Formen mit Deckschicht ist jede Verbindung nach aussen abgeschnitten. Bisweilen ist statt der Querröhren eine Fältelung der Schale vorhanden, kurzum es herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit, ohne dass bisher genügende Untersuchungen über die Structur dieser merkwürdigen Gebilde in nennenswerther Anzahl vorlägen.

Bei manchen Cystideen sind die Poren auf allen Tafeln vorhanden, bei anderen fehlen sie den Scheiteltafeln, während bei wieder anderen nur ganz vereinzelte Platten in dieser Weise ausgezeichnet sind. Bisweilen finden sich auch nur ganz isolirte dreieckige oder nierenförmige Partien mit derselben Structur einzeln oder paarweise auf der Oberfläche des Körpers, und diese werden, vermuthlich mit Recht, als die Rudimente ehemals vollständiger Porenrauten angesehen. (Vergl. *Callocystites*, Fig. 106.)



Fig. 106. *Callocystites Jewetti* aus amerikanischem Obersilur, nach Hall.

Diese verschiedenartigen Poren und Röhren in den Platten der Cystideen sind sehr verschieden gedeutet worden. Die Ansicht, dass man es mit Oeffnungen für den Durchtritt der ambulacralen Füsschen zu thun habe, wird, wie schon mehrfach bemerkt wurde, dadurch widerlegt, dass die Poren theilweise nicht unmittelbar nach innen münden, theilweise aber auch ohne jede Verbindung nach aussen sind. Mindestens ebenso wichtig ist der Umstand, dass jede Spur einer radialen Anordnung fehlt, sondern ganz regellose Vertheilung der Poren herrscht.

Ueberhaupt ist es nicht wahrscheinlich, dass diese sehr verschiedenen Arten von Durchbohrungen alle dieselbe Bedeutung haben sollten, und namentlich kann man nur schwer annehmen, dass Poren, welche durch eine Deckschicht vollständig gegen aussen abgesperrt waren, dieselbe Function hätten wie jene, welche mit Körperhohlraum und Meerwasser in offener Verbindung stehen. Diese Erwägung spricht auch gegen die allgemeine Richtigkeit derjenigen Deutung, welche unter allen die meisten Gründe für sich hat, der Annahme nämlich, dass die Poren der Cystideen den sogenannten Kelchporen gewisser Crinoiden entsprechen und das Ambulacralsystem mit Wasser versehen. Diese Auffassung ist im höchsten Grade wahrscheinlich, wo entschieden offene Poren vorhanden sind, und namentlich die isolirten Rauten oder Theile von Rauten dürfen wohl geradezu als Madreporiten bezeichnet werden, aber das gilt durchaus nicht für alle Cystideen. Es ist im Gegentheile wahrscheinlich, dass das nicht die

ursprüngliche Bedeutung ist, sondern nur eine secundär erworbene, ähnlich wie bei den Seeigeln eine der Genitaltafeln als Madreporit dient.

Ausser den Poren zeigen die Cystideen grössere Oeffnungen in beschränkter Zahl, und zwar wahrscheinlich ausnahmslos zwei bis vier. Die Fälle, in welchen nur eine oder gar keine Oeffnung angegeben wird, dürften auf ungenügende Erhaltung der untersuchten Exemplare zurückzuführen sein. Die eine Oeffnung liegt im Mittelpunkt der Oberseite, sie ist rund, spaltförmig oder mehrlappig, in manchen Fällen mit einer Decke kleiner Täfelchen versehen. Wo ambulacrale Furchen vorhanden sind, gehen sie von dieser Oeffnung aus, und diese Umstände stellen es unwiderleglich fest, dass hier der Mund vorliegt. Die Ansicht, dass man es mit dem After zu thun habe, dürfte heute keinen Anhänger mehr finden.

Eine zweite grössere Oeffnung liegt bald noch auf dem Scheitel, bald auf den Seiten, jedenfalls aber excentrisch; sie ist stets mit einem meist pyramidenförmigen Verschlusse von kalkigen Platten versehen (»Analpyramide«) und wird jetzt ziemlich allgemein und wahrscheinlich mit Recht als After bezeichnet,[1]) während sie früher zeitweilig als Mund oder als Genitalöffnung gegolten hatte. Bei manchen Cystideen ist keine weitere Oeffnung mehr beobachtet worden, einzelne andere zeigen dagegen eine dritte kleinere porenförmige, meist zwischen Mund und After gelegene Oeffnung, welche in seltenen Fällen ebenfalls eine Klappenpyramide trägt und als dem Durchtritte der Genitalstoffe gewidmet betrachtet wird, eine Angabe, die allerdings vorläufig ebensowenig bewiesen als widerlegt werden kann. Bei der böhmischen Gattung *Aristocystites* endlich hat Barrande (a. a. O.) noch neben dem Munde eine schlitzförmige Spalte nachgewiesen, deren Deutung vollkommen unklar ist.

Ueberaus mannigfaltig ist die Entwicklung derjenigen Organe, welche die Träger der Ambulacra darstellen und theils als Arme, theils als Ambulacralfurchen oder als eine Combination beider entwickelt sind. Man hat vielfach die Ambulacralfurchen als niederliegende, mit ihrer dorsalen Seite dem Körper der Cystideen aufgewachsene Arme bezeichnet, eine Anschauung, die wohl nur in der vorgefassten Meinung, dass alle Theile der Cystideen sich auf diejenigen der Crinoiden einfach zurückführen lassen müssen, ihre Begründung findet. In Wirklichkeit haben die Ambulacralfurchen der Cystideen mit den homologen Organen der Seeigel und Seesterne mindestens ebensoviele Beziehungen als mit den Armen der Crinoiden.

Von grosser Bedeutung ist die Zahl der ambulacralen Organe bei den Cystideen. Wir haben gesehen, dass die für die Echinodermen sonst charakteristische Fünfzahl in der Anordnung der Tafeln nur in wenigen Ausnahmsfällen hervortritt, und zwar meist bei Formen, welche auch in anderen Merkmalen

[1]) Bestimmend sind hier namentlich die Verhältnisse bei *Cystocidaris*.

sich den Crinoiden nähern. Anders verhält es sich mit den ambulacralen Organen; allerdings fehlt es auch hier durchaus nicht an Gattungen, bei welchen vollständig unregelmässige Zahlen vorkommen, von *Dendrocystites* (Fig. 107) mit nur einem Arme,[1]) zu *Pleurocystites* mit zwei Armen, zu *Echinosphaerites* und *Arachnocystites* mit drei Armen, und bis zu *Caryocrinus* mit sechs, neun oder dreizehn Armen, und zu den Formen, welche mit einer sehr grossen Zahl unregelmässiger kleiner Arme ausgestattet sind. Trotz der sehr zahlreichen Gattungen, bei welchen ein solches Verhältniss stattfindet, lässt sich doch durchaus nicht verkennen, dass die fünfzählige Symmetrie, wie zuerst von J. Müller hervorgehoben wurde, sehr viel häufiger in den ambulacralen Organen, und zwar weit mehr in den Ambulacralfurchen als in den Armen zum Vorschein kommt, auch bei Formen, bei welchen die Körpertäfelchen durchaus regellos geordnet sind, wie bei *Glyptosphaerites, Sphaeronites, Mesites, Agelacrinus, Aristocystites, Craterina* und vielen anderen. Dabei findet eine Annäherung an den regelmässigen fünfstrahligen Bau in der Weise statt, dass zunächst die Zahl der vom Munde ausgehenden Furchen nur fünf beträgt, dass aber die einzelnen Furchen sich noch in mehr oder weniger unregelmässiger Weise gabeln (*Glyptosphaerites, Callocystites*), bei anderen findet die Gabelung in regelmässiger Weise (z. B. bei *Sphaeronites*) statt, bis wir zu den Formen mit ganz reiner Fünfzahl der Ambulacra gelangen (*Mesites, Agelacrinus* u. s. w.).

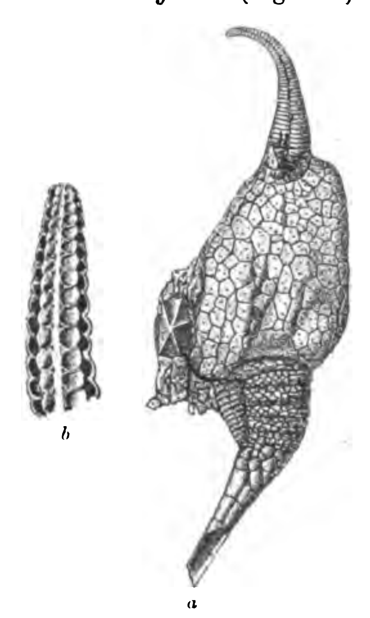


Fig. 107. *Dendrocystites Sedgwicki.* *a* Vollständiges Exemplar. *b* Ein Stuck des Armes, vergrossert. Aus bohmischem Untersilur, nach Barrande.

Die Arme der Cystideen sind, wenn überhaupt vorhanden, meist sehr schwach entwickelt; die kräftigste Ausbildung finden wir wohl bei *Arachno-*

[1]) *Dendrocystites* wird von Barrande (a. a. O., S. 74, 142, Taf. 26, 27) als mit einer Proboscis, übereinstimmend mit derjenigen von *Poteriocrinus*, versehen gedeutet. Es ist nicht zu verkennen, dass hiemit, sowie mit dem Ventralsacke einzelner anderer Crinoiden, z. B. *Sicyocrinus cucurbitaceus*, einige Aehnlichkeit vorhanden ist; trotzdem glaube ich diese Deutung für unrichtig halten zu müssen, einmal, weil eine Proboscisbildung sonst bei Cystideen durchaus fehlt, ferner, weil die Anordnung der doppelten Porenreihe auf dem betreffenden Organe von *Dendrocrinus* eine so überaus regelmässige ist, wie sie nur bei den ambulacralen Poren vorzukommen pflegt, endlich und hauptsächlich, weil der angebliche Rüssel von *Dendrocrinus* namentlich da, wo er schwach entwickelt ist, die auffallendste Aehnlichkeit mit den Armen von *Arachnocystites* (= *Echinosphaerites infaustus* Barr., vergl. S. 408) zeigt.

cystites mit seinen drei, zwar ziemlich schmächtigen, aber langen Armen.[1]) Auch bei *Dendrocystites, Pleurocystites, Caryocrinus, Lichenoides, Acanthocystites, Ascocystites* sind die Arme verhältnissmässig ziemlich entwickelt, bald einzeilig, bald mehrzeilig. Weit öfter aber finden wir sehr schwach und dürftig ausgebildete Arme, welche in der Regel am Ende von Ambulacralfurchen stehen und in Folge ihrer ausserordentlich zarten Beschaffenheit so überaus selten erhalten sind, dass man lange Zeit überhaupt an der Existenz von Armen bei den Cystideen zweifelte. Jedenfalls aber kann man eines mit Bestimmtheit folgern. Bei den lebenden Crinoiden, deren Weichtheile untersucht werden konnten, liegen die Generationsorgane in den sogenannten Fiederchen der Arme; bei den Cystideen ist das bei der überaus geringen Stärke und dem häufigen Fehlen der Arme und der Fiederchen nicht möglich, und man hat diess als einen wichtigen, ja geradezu als den Hauptunterschied den Crinoiden gegenüber bezeichnet. Diese Ansicht ist aber nicht gerechtfertigt, da wir aus der paläozoischen Zeit ebenfalls Crinoiden ohne Fiederchen oder Pinnulae an den Armen kennen, bei denen also die Lage der Geschlechtsorgane ebenfalls eine andere gewesen sein muss.

Gerade bei denjenigen Cystideen, bei welchen die Arme am allerschwächsten vertreten sind, stehen dieselben am Ende sehr schmaler, fadenförmiger Ambulacralfurchen, welche vom Munde ausstrahlen und bestimmt scheinen, die vermuthlich einklappbaren Arme aufzunehmen; bei anderen fehlen Arme, und die Furchen sind mit zahlreichen Fiederchen besetzt, bei wieder anderen sind

[1]) ***Arachnocystites*** nov. gen. Körper kugelig, mit mehr oder weniger kräftigem, nach unten sich verjüngendem, aus mehreren wechselständig angeordneten Tafelreihen bestehendem Stiele. Kelchtafeln sehr zahlreich, polygonal, unregelmässig gelagert, mit Porenrauten wie bei *Echinosphaerites*. Zwischen den kleinen einzelne grössere elliptische Tafeln. Mund mittelständig, oval, von fünf grösseren Tafeln umgeben. After auf der Seite, mit Analpyramide. Genitalporus nicht beobachtet. Drei lange, schlanke, mehrzeilige Arme. Aeussere und innere Deckschicht vorhanden. Typus: *Echinosphaerites infaustus* Barr. aus dem böhmischen Untersilur (D_1, D_3, D_4). — Barrande hat schon darauf aufmerksam gemacht, dass sein *Echinosphaerites infaustus* vielleicht zum Typus einer neuen Gattung werde gemacht werden müssen; in der That scheint mir das unabweisbar wegen des Stieles, der Arme, der Form des Mundes und des Auftretens einzelner grosser, ovaler Perisomtafeln, einer Eigenthümlichkeit, welche dann bei *Deutocystites* Barr. verstärkt wiederkehrt. — Beiläufig sei hier auf zwei andere Aenderungen der Gattungsbestimmungen in Barrande's Cystideenwerke hingewiesen, welche mir nothwendig scheinen. *Rhombifera* (?) *mira* Barr. (a. a. O., S. 80, Taf. XXXI, Fig. 1) ist, soweit ein Urtheil nach einer Abbildung überhaupt möglich ist, sicher als zur Gattung *Stephanocrinus* gehörig zu betrachten und stimmt mit *Steph. angulatus* Conrad aus dem amerikanischen Obersilur sehr nahe überein. *Rhombifera bohemica* Barr. gehört einem ganz anderen, noch sehr räthselhaften Typus an und stellt jedenfalls eine selbstständige Gattung dar. — *Staurosoma* Barr. (a. a. O., S. 81, Taf. XXXI, Fig. 3) aus den Kalken von Konieprus und Mnienian (F_2) lässt keinen wesentlichen Unterschied gegen *Tiaracrinus* Schultze (Echinodermen des Eifler Kalkes. Denkschriften der Wiener Akademie, 1866, Bd. 26, Taf. XIII, Fig. 8) erkennen und muss zu dieser Gattung gestellt werden; wir lernen dadurch wieder einen bemerkenswerthen Devontypus im »Hercyn« kennen.

nur die ambulacralen Furchen ohne alle Arme oder Fiederchen vorhanden und zeigen sich oft ziemlich stark entwickelt; es lassen sich Poren für den Durchtritt ambulacraler Schläuche beobachten, welche in der Regel nach Seesterntypus zwischen je zwei Täfelchen durchtreten.[1])

Bei manchen Gattungen ist äusserlich von ambulacralen Theilen überhaupt gar keine Spur zu sehen, so dass es den Anschein hat, als ob dieselben ganz fehlen würden; wie aber aus den Beobachtungen von Barrande hervorgeht, ist das Fehlen wenigstens in einigen Fällen nur ein scheinbares, und wir dürfen annehmen, dass es sich ähnlich auch in denjenigen Fällen verhält, wo ein solcher Nachweis bis jetzt noch nicht geführt werden kann. Barrande beschreibt bei den Gattungen *Pyrocystites, Aristocystites* (Fig. 108) und *Craterina* eigenthümliche Organe, welche er als »hydrophores palmées« bezeichnet und mit den Porenrauten anderer Cystideen und mit den Röhrenbündeln der Blastoideen in Parallele bringt; es handelt sich um fünf Röhren, welche auf der Innenseite des Kelches von einer seiner grossen Oeffnungen, offenbar von dem Munde,[2]) ausgehen und sich dann in je fünf bis sechs Aeste theilen. Die Ansicht, dass es sich um sogenannte Hydrospiren oder Hydrophoren handle, kann nicht angenommen werden; die Porenrauten der Cystideen haben nicht die mindeste Aehnlichkeit mit diesen Gebilden, und auch bei den Röhrenbündeln der Blastoideen ist keine Uebereinstimmung vorhanden, nur der Querschnitt eines solchen Bündels erinnert ganz äusserlich an die Gestalt der in Rede stehenden Organe; ferner ist der Umstand von grosser Wichtigkeit, dass Porenrauten und ähnliche Gebilde nur bei solchen Formen auftreten, deren Körpertafeln sonst keine Poren tragen, während *Craterina, Arystocystites* und *Pyrocystites* stark poröses Perisom besitzen. Unter diesen Umständen ist die erwähnte Deutung nicht möglich, und wir können die betreffenden Organe nur als vollständig auf der Innenseite des Gehäuses, subtegminal gelegene Ambulacralrinnen betrachten, welche der Verbindung nach aussen durch Ambulacralporen entbehrten. Für diese Ansicht spricht, abgesehen von der Unmöglichkeit einer anderen Deutung, namentlich der Umstand, dass diese inneren Ambulacralrinnen die grösste Aehnlichkeit mit den äusseren Ambulacralfurchen mancher Formen, namentlich von *Sphaeronites* und Verwandten, zeigen. Endlich ist zu berücksichtigen, dass, wenn hier

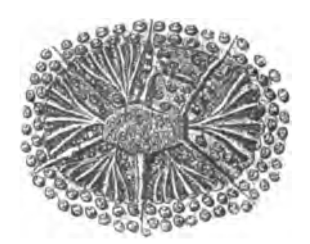


Fig. 108. Subtegminale Ambulacralfurchen von *Aristocystites* aus böhmischem Untersilur, nach Barrande.

[1]) Vergl. übrigens unten das über *Mesites* Gesagte.

[2]) Dass es sich um den Mund und nicht um die Ansatzstelle des Stieles handelt, geht, abgesehen von morphologischen Gründen, aus der Lage bei dem von Barrande a. a. O., Taf. XVII, Fig. 5—7, abgebildeten Exemplare von *Craterina* hervor.

keine Ambulacra vorliegen, wir uns *Aristocystites, Craterina* und *Pyrocystites* als Echinodermen ohne Ambulacralsystem denken müssten, eine Vorstellung die wohl als morphologische Unmöglichkeit bezeichnet werden muss.

Aus der Darstellung der ambulacralen Organe der Cystideen geht jedenfalls das Eine hervor, dass dieselben hier einen höheren Grad von Mannigfaltigkeit und Veränderlichkeit zeigen als in irgend einer andern Abtheilung der Echinodermen, so dass die Entwicklung jeder andern Classe schon bei einer oder der andern Cystideenform vorgebildet erscheint. Man könnte dadurch auf die Vermuthung gebracht werden, dass die Cystideen überhaupt keine gleichartige und einheitliche Gruppe, sondern ein Gemenge verschiedenartiger, nicht zusammengehöriger Elemente umfassen. In der That mögen einzelne Formen hierher gestellt werden, die in Wahrheit ganz andere Beziehungen haben, man kann wohl sagen, dass bisweilen durchaus räthselhafte paläozoische Echinodermen hier untergebracht werden, ohne anderen erkennbaren Grund, als dass sie in keine andere Abtheilung passen wollen. Allein, abgesehen von einigen derartigen fremden Elementen, sind die Cystideen trotz aller Unterschiede, welche zwischen einem *Caryocrinus*, einem *Agelacrinus*, einem *Echinosphaerites* und einem *Aristocystites* bestehen mögen, doch zu innig durch Zwischenglieder miteinander verknüpft, als dass man eine Trennung in verschiedene Classen für durchführbar halten könnte.

Sehr viel Cystideen sind auf der Unterseite (Dorsalseite) mit einem Stiele versehen, der aber bei der grossen Mehrzahl nur schwach entwickelt ist und sogar in sehr vielen Fällen nicht zur Anheftung dienen konnte, da er nach unten sich rasch verjüngt und zuspitzt, ohne an seinem Ende eine Ansatzstelle zur Befestigung an einem fremden Körper zu zeigen. Nur bei wenigen scheint eine Anheftung mittelst des Stieles stattgefunden zu haben. Einige haben keine Spur eines Stieles und lagen offenbar ganz frei am Meeresgrunde, während wieder andere mit ihrer ganzen Unterseite einem fremden Körper aufgewachsen sind.

Der Stiel der Cystideen, welcher diese den Crinoiden sehr nähert, ist bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden entwickelt; bei sehr wenigen ist er gross und stark wie bei einem Crinoiden, bei anderen wird er kurz und schwach und schrumpft endlich zu einem ganz schwachen, kleinen, warzenartigen Vorsprunge zusammen. Ein Charakter des Cystideenstieles besteht darin, dass der die Mitte desselben der Axe nach durchziehende »Nahrungscanal« auffallend weit ist, wie das auch bei einigen paläozoischen Crinoiden der Fall ist, und die Function dieses Hohlraumes dürfte in diesen Fällen eine wesentlich andere gewesen sein als bei den lebenden Crinoiden mit ihrem engen Nahrungscanal.

Ganz besonderes Interesse gewährt die Zusammensetzung des Stieles aus einzelnen kalkigen Stücken; die gewöhnlichste Art der Entwicklung ist allerdings diejenige, welche bei den Crinoiden Regel ist, dass nämlich der Stiel aus einer einzigen Reihe prismatischer oder cylindrischer Glieder besteht, welche senkrecht übereinander folgen. Daneben aber findet sich noch ein zweiter Typus,

der zwar in einzelnen Fällen schon früher beobachtet worden war,[1]) aber erst durch Barrande bei den böhmischen Cystideen in ausgedehnterem Maasse nachgewiesen und eingehender gewürdigt worden ist.[2]) Betrachtet man die Stiele von *Ateleocystites, Arachnocystites* (= *Echinosphaerites infaustus* Barr.), *Dendrocystites, Mitrocystites, Trochocystites,* so findet man, dass derselbe ganz oder theilweise aus mehreren alternirenden Reihen von Kalkstücken besteht, welche die innere Höhlung des Stieles umschliessen; stellenweise ist nur der obere Theil des Stieles so gestaltet, während nach unten ein allmäliger Uebergang in die einreihige Anordnung stattfindet. Von Wichtigkeit ist dabei vor Allem die Entwicklung, wie sie bei der Gattung *Dendrocystites* stattfindet; hier ist der obere Theil des Stieles vollständig abweichend gebildet, er stellt nämlich eine weite, nach unten spitz zulaufende Aussackung des Perisoms dar, welche mit zahlreichen, den Perisomtafeln ähnlichen, aber etwas kleineren Platten bekleidet ist; nach abwärts geht dann dieses Gebilde in einen normalen, einzeiligen Stiel über (vergl. die Abbildung S. 407).

Die grosse Bedeutung dieser Erscheinung beruht darin, dass wir hier den einzigen Fall in der ganzen Abtheilung der Echinodermen sehen, in welchem eine vollständige Differencirung von Körper und Stiel noch nicht vollzogen ist, und wir haben also hier die ursprünglichste und morphologisch einfachste bisher bekannte Stielbildung vor uns, und wir können daraus schliessen, wie der Stiel der Cystideen, Blastoideen und Crinoiden sich entwickelt hat. Wir müssen annehmen, dass eine ursprünglich frei lebende Echinodermenform sich mit der dorsalen Seite unmittelbar an einen fremden Körper angeheftet habe, dass dann an der Anheftungsstelle eine Aussackung entstand, deren innerer Hohlraum sich immer mehr verlängerte, verengte, bis sie endlich zu dem überaus weit differencirten Gebilde eines normalen Crinoidenstieles wurde. Die unmittelbare Anheftung der Dorsalseite ist also nicht etwa eine secundär, durch Verkümmerung des Stieles entstandene, sondern sie ist die ursprüngliche Art der Befestigung, aus welcher die Stielbildung hervorgegangen ist.[3])

Sehr bemerkenswerth ist die Thatsache, welche sich aus den Untersuchungen von Barrande über die Gattung *Aristocystites* ergibt, dass nämlich eine Form, welche in der Jugend festgewachsen ist, im Alter frei werden kann,[4])

---

[1]) Hall, Palaeontology of New York, vol. II, Taf. L, Fig. 21, 22.

[2]) Barrande a. a. O.

[3]) Das schliesst natürlich die Möglichkeit nicht aus, dass durch Rückbildung aus gestielten Formen wieder unmittelbar angewachsene entstehen können, ja für manche geologisch jüngere Formen, wie *Cotylederma* und *Holopus,* ist das letztere in hohem Grade wahrscheinlich.

[4]) Barrande (a. a. O.) hält es für wahrscheinlich, dass in der Jugend eine Anheftung stattfand, scheint aber eher geneigt, die Anwesenheit des Stieles als eine unmittelbare Anwachsung anzunehmen. Dass doch das letztere der Fall ist, geht aus dem Vorhandensein

ähnlich wie sich bekanntlich manche Crinoiden in fortgeschrittenem Wachsthumsstadium von ihrem Stiele loslösen.

Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Gattungen und Gruppen der Cystideen untereinander und über die systematische Anordnung derselben liegen noch keine befriedigenden Arbeiten vor. Man hat vorgeschlagen, die sämmtlichen Formen nach den Poren der Kelchtafeln einzutheilen, und unterscheidet demgemäss Aporitiden ohne Poren, Diploporitiden mit Doppelporen und Rhombiferen mit Porenrauten; jedenfalls müsste noch eine vierte Abtheilung der Haploporitiden mit einfachen Poren beigefügt werden, doch ist man jetzt wohl allgemein der Ansicht, dass diese Anordnung eine ganz unnatürliche ist, und sie wird in den meisten Büchern nur darum beibehalten, weil es vorläufig noch nicht gelungen ist, etwas Besseres an die Stelle zu setzen. Vollständig wird das erst bei einer eingehenden Monographie der ganzen Classe möglich sein, allein schon heute lassen sich wenigstens einige gute natürliche Gruppen unterscheiden; eine derartige Ordnung bilden die Sphaeronitiden mit sehr zahlreichen, ganz unregelmässig gelagerten Tafeln, welche porenlos, einfach oder doppelt porös sind, aber niemals Rhomben tragen; die Ambulacra sind in der Fünfzahl vorhanden. Die hierher gehörigen Formen sind meist aufgewachsen, einzelne auch frei oder gestielt.[1])

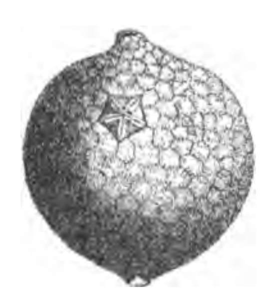


Fig. 109. *Echinosphaerites aurantinus* aus baltischem Untersilur.

Als der Typus einer weiteren Abtheilung kann *Echinosphaerites* betrachtet werden, bei welchem weder in der Lagerung der sehr zahlreichen Täfelchen, welche alle zahlreiche Porenrauten tragen, noch in den Ambulacren ein Anklang an die Fünfzahl vorhanden ist: wir finden hier drei ganz kurze Ambulacralrinnen und ebensoviele überaus schwache Arme. Mit *Echinosphaerites* (Fig. 109) sehr nahe verwandt ist *Caryocystites*, der von ersterer Gattung fast nur durch geringere Zahl und bedeutendere Grösse der Tafeln abweicht, ferner der merkwürdige einarmige, mit grosser Stielaussackung versehene *Dendrocystites*, dessen Tafelstructur noch nicht näher bekannt

---

eines trunkirten unteren Endes von oft grosser Ausbreitung (Taf. XIV, Fig. 20, Taf. XVII. Fig. 3) sowie aus dem offenbaren Auftreten einer Neubildung von Tafeln hervor.

[1]) Sphaeronitiden. Tafeln sehr zahlreich, ganz unregelmässig gelagert, porenlos, haploporitid oder diploporitid, niemals rhombifer. Fünf Ambulacralrinnen, an welche sich vielleicht bei einzelnen schwache Arme anschliessen. Meist angewachsen, einzelne frei oder gestielt.

A. Sphaeronitinen. Ambulacra oberflächlich gelegen, gegabelt. *Sphaeronites, Glyptosphaerites, Eucystis, Proteocystites, Protocrinus.*

B. Aristocystinen. Ambulacralfurchen gegabelt, subtegminal. *Aristocystites. Pyrocystitis, Craterina (Calix??).*

C. Mesitinen. Ambulacralfurchen oberflächlich, einfach. *Mesites, Agelacrinus, Edrioaster, Cytaster, Hemicystites.*

ist. Endlich steht der oben geschilderte *Arachnocystites* in innigem Zusammenhange mit dieser Gruppe, welche man als Echinosphaeritiden bezeichnen kann; doch ist bei *Arachnocystites* schon eine Hinneigung zu fünfzähliger Anordnung in dem Bau des Mundes und damit eine Hinneigung zu den Sphaeronitiden gegeben. Es ist das um so bemerkenswerther, als auch bei den einfacheren Sphaeronitiden, z. B. bei *Glyptosphaerites* (Fig. 110), *Sphaeronites, Protocrinus* vom Centrum des Scheitels zunächst drei Furchen auslaufen und die Fünfzahl dadurch erreicht wird, dass zwei dieser Furchen sich ganz in der Nähe der Ausgangsstelle gabeln.



Fig. 110. *Glyptosphaerites Leuchtenbergi* aus russischem Untersilur. Von oben gesehen, nach Angelin.

Eine ganz eigenthümliche Gruppe für sich, welche wir als die Pleurocystiden bezeichnen, bilden kurzgestielte, mit wenigen schwachen Armen versehene Formen von ausgesprochen zweiseitigem Baue, wie *Trochocystites, Ateleocystites, Pleurocystites, Balanocystites, Mitrocystites*. Bei den ältesten Formen, namentlich bei *Trochocystites* (Fig. 111) aus den cambrischen Paradoxidenschichten Böhmens,[1]) ist die Täfelung der beiden Seiten übereinstimmend, während bei anderen, jüngeren ein beträchtlicher Unterschied in der Weise eintritt, dass auf der einen Seite wenige grosse, auf der andern viele kleine Tafeln vorhanden sind, wie das bei *Pleurocystites* am stärksten ausgebildet erscheint.



Fig. 111. *Trochocystites bohemicus* aus cambrischen Ablagerungen Böhmens, nach Barrande.

Auf das Auftreten dieser zweiseitigen Cystideen ist vom zoologischen Standpunkte aus grosses Gewicht gelegt worden,[2]) indem in denselben eine phylogenetische Parallele zu den bekannten bilateralen Larvenformen der lebenden Echinodermen gesucht wurde, und diese Formen würden demnach als die ursprünglichsten unter allen bekannten Cystideen und Echinodermen überhaupt zu betrachten sein. Für diese Ansicht liesse sich etwa anführen, dass die Cystideen im Allgemeinen sehr primitive Echinodermentypen sind, und dass *Trochocystites* schon in ziemlich alten cambrischen Schichten

[1]) Barrande a. a. O.

[2]) J. Walther, Untersuchungen über den Bau der Crinoiden mit besonderer Berücksichtigung der Formen aus dem Solenhofer Schiefer und aus dem Kehlheimer Diceraskalk. Palaeontographica, 1886, Bd. XXXII.

auftritt. Ein Beweis aber ist durchaus nicht vorhanden, der paläontologische Zusammenhang der Pleurocystiden mit anderen Cystideen ist noch durchaus unklar, und die Annahme, dass die Zweiseitigkeit jener eine secundäre Erscheinung darstelle, durchaus nicht ausgeschlossen. Ueberdies lässt der Nachweis, dass die Bilateralität der jungen Echinodermen nicht auf Larvenanpassung beruhe, noch sehr zu wünschen übrig. Entscheidend gegen diese Auffassung ist aber, dass die Lage der Symmetrieebene bei den Pleurocystiden eine ganz andere ist, als sie theoretisch vorausgesetzt werden müsste, wenn deren beide Körperhälften den beiden Körperantimeren der Echinodermenclasse entsprechen würden. Wir werden unten eingehender auf diesen Gegenstand zurückkommen.

Die schon oben genannte Gattung *Caryocystites,* welche mit *Echinosphaerites* nahe verwandt ist, führt uns zu jenen Cystideen hinüber, bei welchen nur verhältnissmässig wenige grosse Tafeln vorhanden sind, welche zu deutlichen Kränzen oder Horizontalzonen angeordnet sind, wie bei den Crinoiden oder Blastoiden (Fig. 112). Die Gruppirung dieser Typen in natürliche Abtheilungen bedarf noch eingehenderer Studien, jedenfalls aber tritt uns eine Erscheinung entgegen, nämlich das Hervortreten fünfzähliger Anordnung bei einigen Gattungen und die Entwicklung zweier abweichender Typen, von denen der eine sich mehr den Crinoiden, der andere mehr den Blastoideen nähert. (Vergl. unten.)

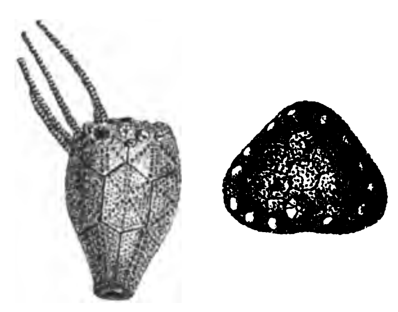


Fig. 112. *Caryocrinus ornatus* aus amerikanischem Obersilur, nach Billings.

Wir können hier nicht auf die Beschreibung zahlreicher einzelner Gattungen eingehen, es soll nur noch auf einige Typen hingewiesen werden, welche Uebergänge zu anderen Classen der Echinodermen bilden und dadurch für das Verständniss der Gesammtheit von Wichtigkeit sind; hier müssen vor Allem Bindeglieder genannt werden, welche die grosse Classe der Seesterne mit den Cystideen verbinden. Um deren Bedeutung zu würdigen, müssen wir uns aber in erster Linie mit den Seesternen bekannt machen.

Seesterne.

Seesterne treten zwar schon in sehr alten silurischen Ablagerungen auf, aber trotzdem gehört das Vorkommen derselben, wenigstens in gut erhaltenen Exemplaren, fast überall zu den Seltenheiten, während allerdings vereinzelte Bruchstücke und Täfelchen stellenweise recht häufig sind; es erklärt sich das sehr einfach daraus, dass der Zusammenhang zwischen den einzelnen Kalk-

theilen des Skeletes ein ziemlich loser ist, so dass sie nach dem Tode des Thieres meist zerfallen.

In neuester Zeit hat sich allerdings unsere Kenntniss gerade der ältesten, der paläozoischen Seesterne in der erfreulichsten Weise sehr bedeutend vermehrt; schon seit lange war aus den devonischen Dachschiefern von Bundenbach in den Rheinlanden das Vorkommen zahlreicher Seesterne bekannt, aber die in Schwefelkies verwandelten Fossilien sind so vollständig von Schiefer umhüllt und so innig mit demselben verbunden, dass es durchaus unmöglich ist, irgendwelche Einzelheiten zu beobachten. Es ist nun gelungen, diese schwarze Hülle theils durch chemische, theils durch mechanische Hilfsmittel zu entfernen, so dass die goldglänzenden Sterne in prachtvoller Erhaltung auf den Schieferplatten liegen, und es konnte der Bau derselben genau festgestellt werden. Es ist das durch die Untersuchungen von Stürtz geschehen,[1]) durch welche wir jetzt ein ungefähres Bild von der paläozoischen Seesternfauna machen können.

Die äussere Form eines gewöhnlichen Seesternes, oder eines Schlangensternes[2]) ist wohl allgemein bekannt, und auf den ersten Blick scheint hier in der äusseren Bildung ein fast unüberbrückbarer Gegensatz gegen Seeigel wie gegen Cystideen vorhanden. Ja dieser Contrast steigert sich noch, wenn wir den feineren Bau dieser Thiere ins Auge fassen, und erst der Vergleich der merkwürdigen Uebergangsformen lässt erkennen, dass trotzdem diese drei Classen miteinander aufs Innigste zusammenhängen.

Die normale Form des Asteriden ist die eines fünfzackigen Sternes, dessen Arme bald sehr weit über die Körperscheibe hinausragen, bald ganz in diese zurückgezogen sind. Die Gestalt ist stets sehr flach, so dass man eine obere, dorsale oder Rückenseite und eine untere, ventrale oder Bauchseite, in deren Mitte der Mund liegt, scharf unterscheiden kann. Vor Allem ist von grösster Bedeutung, dass das Ambulacralsystem stets ganz auf die Bauchseite beschränkt ist und dass man daher eine ambulacrale und antiambulacrale Seite unterscheiden kann.

Betrachten wir einen echten Seestern, einen Asteriden, von der Bauchseite, so fallen sofort fünf tiefe Furchen auf, die von den Armenden nach der Mitte des

---

[1]) B. Stürtz, Beitrag zur Kenntniss paläozoischer Seesterne. Palaeontographica, 1886, Bd. XXXII. — B. Stürtz, Ueber paläozoische Seesterne. Neues Jahrbuch, 1886, Bd. II, S. 142.

[2]) Die Eintheilung der lebenden Seesterne ist folgende:

Asteroiden im weitesten Sinne.

I. Asteriden oder Stelleriden, eigentliche Seesterne.

II. Ophiuriden, Schlangensterne.

A. Ophiuren.

B. Euryaleen (fossil nicht sicher bekannt).



Körpers verlaufen und an deren Vereinigungspunkt der Mund sich befindet; in diesen Furchen liegen die Ambulacra, welche jedoch hier eine ganz andere Lage haben, als wir sie bei den Seeigeln kennen gelernt haben. Während sich bei diesen die grossen ambulacralen Gefässstämme im Innern des Gehäuses vom Skelete umschlossen befinden und nur die Füsschen nach aussen durchtreten, liegen sie bei den Seesternen äusserlich im Grunde der Rinne, und nur die Ampullen, jene zusammenziehbaren Blasen, welchen die Schwellung der Füsschen obliegt, sind im Innern (Fig. 113).

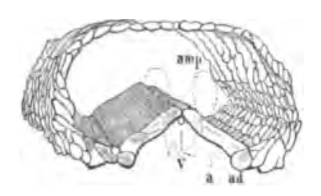


Fig. 113. Schematischer Querschnitt durch den Arm eines Seesternes, nach Wright. *amp* Ampullen. *v* Ventrales Wassergefäss. *a* Ambulacralplatten. *ad* Adambulacralplatten.

Die Skelettheile, welche hier auftreten, sind im Grunde der Rinne eine Doppelreihe von Ambulacralplatten, welche nicht wie diejenige der Seeigel durchbohrt sind, sondern die Oeffnungen für die ambulacralen Organe finden sich stets zwischen je zwei Täfelchen. Eine weitere Abweichung von allen anderen Echinodermen besteht darin, dass die einzelnen Täfelchen der beiden ambulacralen Reihen sich der Lage nach genau entsprechen, während sie sonst wechselständig sind, so dass ein Plättchen der einen Reihe der Fuge zwischen zwei Plättchen der andern Reihe entspricht. Allein hier ist deutlich nachweisbar, dass dieser Unterschied sich erst im Verlaufe der Zeit herausgebildet hat, indem noch die Mehrzahl der paläozoischen Seesterne, die man in Folge dessen unter dem sehr unpassenden[1]) Namen der Encrinasterien als eine besondere Gruppe zusammenfasst, sich in diesem Charakter wie alle anderen Echinodermen verhalten, und erst bei den späteren Formen wird die eigenthümliche Ausbildungsweise herrschend.

An die Ambulacraltafeln, deren Ende wie bei den Seeigeln durch Augentäfelchen abgeschlossen wird, schliesst sich jederseits eine Plattenreihe an, die sogenannten Adambulacraltafeln, und an diese schliessen sich bei einfachstem Baue des Armes noch jederseits zwei Tafelreihen an, die oberen und unteren Randtafeln oder Marginalplatten, deren Lage schon durch den Namen genügend gekennzeichnet ist. Bei Formen mit verwickelter Zusammensetzung treten dann zwischen adambulacrale und randliche Platten noch zahlreiche unregelmässig gelagerte »intermediäre« Tafeln.

All' die geschilderten Skeletbestandtheile befinden sich auf der Bauchseite oder säumen höchstens den Rand des Rückens ein; dieser selbst ist von einem meist lederartigen, sehr oft auch mit Kalktafeln, Höckern u. s. w. erfüllten Hautskelet bedeckt, und auf dieser Seite befindet sich, wenn er überhaupt vorhanden ist, der After und die Madreporenplatte.

[1]) Unpassend, weil hiedurch nicht eine besondere Annäherung an die Crinoiden, sondern eben so gut an die Seeigel und überhaupt an die typische Entwicklung der Echinodermen gegeben ist.

Die Körperscheibe ist von den Armen nicht scharf getrennt, ja diese ragen oft kaum hervor, so dass dann der ganze Seestern die Form eines regelmässigen Fünfeckes annimmt; stets aber gehen die Arme ganz allmälig in den Körper über und enthalten Anhänge der in dem letzteren concentrirten Weichtheile, Fortsätze des Darmes, der Genitalorgane u. s. w.

In vielfacher Beziehung unterscheiden sich von diesen echten Seesternen die Schlangensterne oder Ophiuren; hier sind die Arme sehr lang und schlank, von der runden Körperscheibe scharf abgesetzt, und ausser dem Ambulacralgefäss und einem Nervenstamm setzen keinerlei Weichtheile in die Arme fort. Diese sind fast ganz erfüllt von einer Reihe hintereinandergelegener kalkiger Scheiben, welche den Wirbeln eines höheren Thieres, wenn auch nur entfernt ähneln, und deren jede aus zwei unbeweglich miteinander verbundenen, einem Ambulacralplattenpaare entsprechenden Hälften besteht; am unteren Rande sind diese Wirbel ausgeschnitten, und es entsteht dadurch eine Rinne, in welcher das Wassergefäss und ein Nervenstrang verlaufen. Der ganze Arm ist äusserlich von vier Reihen von Hautschildern umgeben, von den Rückenschildern oben, zu beiden Seiten von den Seitenschildern, unten von den Bauchschildern, zu deren beiden Seiten die Ambulacralfüsschen durchtreten.

In die Körperscheibe, welche alle Eingeweide umschliesst, treten die ambulacralen »Wirbelpaare« von den Armen herein, und nur das erste derselben, welches sich unmittelbar an den Mund anschliesst, zeigt abweichende Gestalt, die beiden Hälften sind verlängert und seitlich erweitert, so dass die Stücke der benachbarten Arme aneinanderstossen und die Mundecken bilden, mit denen sich indess noch andere, theils dem inneren, theils dem äusseren Skelete angehörige Stücke verbinden. Auf der unteren, ventralen Seite befinden sich noch die Genitalspalten, auf dem Rücken tritt häufig eine Rosette radiär angeordneter Platten auf, deren Bedeutung später besprochen werden soll, die aber nicht bei allen Formen entwickelt ist.

Aus dem Gesagten ergibt sich das Vorhandensein namhafter Unterschiede zwischen Ophiuren und Asterien, aber trotzdem werden dieselben mit vollem Rechte als sehr nahe miteinander verwandte Typen betrachtet, zumal da Uebergangsformen zwischen beiden bekannt geworden sind. Selbst in der Jetztzeit vereinigt die mächtige *Brisinga,* die namentlich in den tiefen Meerestheilen an der norwegischen Küste vorkömmt, gewisse Merkmale beider Abtheilungen; in weit entschiedenerem Maasse ist das aber bei manchen altpaläozoischen Formen der Fall; wohl ist diese Thatsache schon seit längerer Zeit bekannt, aber erst durch die Untersuchungen von Stürtz[1]) an den Bundenbacher Vorkommnissen gewinnen wir einen besseren Einblick.

[1]) Vergl. oben. — Ausser den Asterien und Ophiuren unterscheidet Stürtz unter den paläozoischen Seesternen noch die folgenden Abtheilungen:

Sowohl ganz echte Asterien, als Ophiuren kommen schon in paläozoischen Ablagerungen vor, die ersteren durch mehrere Gattungen, darunter sogar den noch jetzt lebenden *Astropecten*, die letzteren bis jetzt nur durch die eine *Ophiurella primigenia* von Bundenbach vertreten. An die Ophiuren schliessen sich dann zunächst die paläozoischen »Protophiuren« (*Furcaster, Protaster* z. Th.) an, bei welchen die »Wirbel« des Ophiurenarmes nach der sehr wahrscheinlichen Deutung von Stürtz noch nicht ein einheitliches Stück darstellen, sondern aus zwei nicht miteinander verwachsenen Hälften bestehen, während Bauchschilder fehlen. Einen Schritt weiter führen uns die ebenfalls paläozoischen »Ophio-Encrinasterien«, bei welchen nicht nur eine Trennung der Ambulacralstücke vorhanden ist, sondern auch die beiden Hälften dieser wie bei den Encrinasterien (vergl. oben) gegeneinander verschoben, wechselständig sind *(Taeniaster, Bundenbachia)*. Auch die Scheidung zwischen Körperscheibe und Armen ist hier durchaus nicht so scharf wie bei den echten Schlangensternen. Auf diese Weise wird man zu den Encrinasterien hinübergeführt, welche nur mehr dadurch von den echten Asterien abweichen, dass die Ambulacraltafeln wechselständig gelagert sind. Bei einzelnen Encrinasterien liegt überdies die Madreporenplatte wie bei Ophiuren ventral.

Bemerkenswerth ist eine Einrichtung der Rückenseite, bei den paläozoischen Ophio-Encrinasterien und den Encrinasterien, welche aber vereinzelt auch bei mesozoischen Asterien vorkömmt *(Tropidaster* Forbes*)*.[1]) Auf der Rückenseite der Arme tritt der Ambulacralfurche der Bauchseite der Lage nach genau entsprechend eine Furche auf, welche jederseits von einer nicht wechselständigen Reihe regelmässiger Tafeln eingesäumt ist.

In den mesozoischen Ablagerungen spielen die Seesterne durchaus keine hervorragende Rolle, doch sind sowohl Ophiuren als Asteriden aus Trias, Jura und

---

Protophiuren. Unvollkommen entwickelte Ophiuren mit rundlicher Scheibe und Kriecharmen. Rückenseite und Mundbildung wie bei Ophiuren. Auf der Bauchseite der Tafeln zwei Reihen von Ambulacralstücken, welche nicht alterniren. Poren zwischen diesen und den Seitenschildern. Madreporenplatte auf der Rückenseite.

Ophio-Encrinasterien. Mittelformen zwischen Ophiuren und Encrinasterien. Radialschilder bilden auf der Rückenseite eine fünfzählige Rosette, von welcher die innerhalb der Scheibe oft wenig sichtbaren Arme ausstrahlen. Armskelet besteht aus in der Mittellinie aneinanderstossenden Rückenschildern und aus einer Doppelreihe stacheltragender Lateralschilder, die auch auf die Bauchseite übergreifen. Auf der Bauchseite fünf von den Mundecken ausgehende Ambulacralfurchen, von zwei wechselständigen Reihen von Ambulacraltafeln eingesäumt.

Encrinasterien. Wie Asterien, aber Ambulacralplatten wechselständig. Arme auf der Rückenseite mit einer Mittelfurche, an welche jederseits eine regelmässige Reihe nicht wechselständiger Tafeln stösst. Madreporenplatte manchmal ventral.

Die Frage, ob bei den Protophiuren zwei Bauchschilder vorhanden sind oder zwei Ambulacraltafeln, lässt Stürtz unentschieden, doch neigt er stark letzterer Ansicht zu und diese ist nach Analogie der Ophio-Encrinasterien weitaus die wahrscheinlichere.

Kreide, sowie aus dem Tertiär in charakteristischen Vertretern bekannt. Nur wenige derselben sind aber für eine sichere zoologische Charakterisirung hinreichend erhalten, und wenigstens nach dem heutigen Stande unseres Wissens tragen sie zum Verständnisse der morphologischen Verhältnisse wenig bei. Wir gehen nicht weiter auf dieselben ein, da wir uns auf eine Aufzählung von Gattungen und ihrer Merkmale beschränken müssten, was nicht im Plane dieses Werkes liegt.

Muthmassliche Stammformen der Seeigel und Seesterne.

Für das Verständniss der Stellung der Seesterne und ihrer Beziehungen zu den übrigen Echinodermen ist vor Allem ein höchst merkwürdiges Fossil von Bedeutung, das im oberen Silur Englands gefunden worden ist; Salter beschrieb dasselbe unter dem Namen *Palaeodiscus ferox,* und Wyv. Thomson ergänzte die Kenntniss desselben in sehr wichtigen Punkten.[1]) Der Körper ist fünfeckig, ohne vorstehende Arme, mit Ambulacren, welche den Seesterncharakter tragen, zwischen den Ambulacren liegen zahlreiche, unregelmässige Platten, welche an die intermediären Tafeln von Seesternen erinnern, aber auch viel Uebereinstimmung mit denjenigen der oben besprochenen *Cystocidaris* zeigen und wie diese Stacheln tragen; um den Mund stehen zehn kräftige Platten, deren jede in der Verlängerung einer Reihe von Ambulacraltafeln liegt, eine Anordnung, die überhaupt allen Seesternen eigen ist; dazu kommen aber noch fünf weitere, interradial gelegene, kräftige Kalkstücke, welche mit jenen zehn anderen zusammen ein mächtiges Gebiss bilden. In dem Auftreten eines solchen liegt eine sehr wichtige Annäherung an die Seeigel und an *Cystocidaris,* und es geht daraus hervor, dass die zehn Mundplatten der Seesterne den Kieferhälften der Seeigel entsprechen, während die fünf interradial gelegenen Stücke von *Palaeodiscus* die Zähne repräsentiren.

Höchst merkwürdig ist die Bildung der Rückenseite, indem hier die Ambulacra nicht wie bei allen anderen Seesternen plötzlich aufhören, sondern noch vereinzelte Ambulacralporen gegen die Mitte der Oberseite hinziehen; wir sehen also hier eine Form, bei welcher die Beschränkung der Ambulacra auf die Bauchseite zwar angebahnt, aber noch nicht durchgeführt ist. Im Ganzen stellt *Palaeodiscus* einen Typus dar, welcher Charaktere von Seesternen mit solchen von *Cystocidaris,* der wichtigen Zwischenform zwischen Seeigeln und Cystideen, verbindet.

Unter den Cystideen ist eine kleine Gruppe von Formen, an welche sich *Cystocidaris* und *Palaeodiscus* innig anschliessen, und deren bekanntesten Typus die Gattung *Agelacrinus* sammt dem verwandten *Edrioaster* darstellt (Fig. 114). Allerdings tragen diese Formen dadurch ein eigenthümlich abweichendes

[1]) Edinb. New Philos. Journ., 1861, vol. XIII.

Gepräge, dass sie stets mit der Unterseite an einem festen Körper festgewachsen sind; in Folge dessen ist die Gestalt die einer flachen, kreisförmigen Scheibe, in deren Mitte der Mund sich befindet; von diesem strahlen fünf gerade oder gebogene Ambulacralfurchen aus, mit Doppelreihen von Platten, zwischen welchen bei manchen Oeffnungen für die Ambulacralfüsschen beobachtet wurden, die also genau den Seesternchencharakter zeigen; die Länge der Ambulacra ist sehr verschieden, bei manchen sind sie auf die Oberseite (Bauchseite) beschränkt, deren Rand sie in der Regel nicht erreichen, bei anderen greifen sie dagegen etwas auf die angewachsene Rückenseite hinüber. Die ganze Oberfläche des Körpers, mit Ausnahme der Radien, ist mit unregelmässigen, schuppigen Tafeln bedeckt, und in einem meist durch seine Grösse ausgezeichneten Interradius liegt der After mit der für die Cystideen charakteristischen Pyramide.

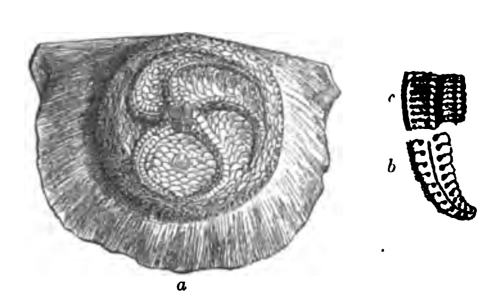


Fig. 114. *a Agelacrinus*, auf einer Schale von *Orthis* aufgewachsen, aus amerikanischem Silur. *b* Ambulacrum von *Edrioaster*. *c* Ambulacrum von *Agelacrinus*. Nach Quenstedt.

Neben diesen Agelacrinen ist es namentlich eine seltene Form des russischen Silur, der von Hofmann beschriebene und namentlich durch Fr. Schmidt und Nikitin genauer bekannt gewordene *Mesites Pusireffskyi,* welcher hier von Wichtigkeit ist.[1]) Diese grosse Cystidee ist nicht festgewachsen, der kugelige Kelch soll, wie man annimmt, auf einem Stiele ruhen, und ist aus zahlreichen, unregelmässigen Platten zusammengesetzt; vom Munde strahlen die fünf langen Ambulacra aus, welche weit nach unten reichen, der After mit der Pyramide liegt in einem Interambulacrum nahe dem Rande desselben, wie bei *Cystocidaris.*

Von höchstem Interesse ist hier der Bau der Ambulacra; wenn wir eine gegenseitige Annäherung von Cystideen, Seesternen und Seeigeln vielfach nachweisen konnten, so blieb doch zwischen den beiden letzteren Gruppen ein tiefgreifender Unterschied in der Lage der fünf Ambulacralgefässe, welche bei den Seeigeln ausserhalb, bei den Seesternen innerhalb des vom Skelete abgegrenzten Raumes der Körperhöhle liegen. Wohl weiss man durch die Untersuchungen des grossen Zoologen und Anatomen Johannes Müller,[2]) dass in früher Jugend auch bei den Seesternen die Ambulacralcanäle innen liegen, und dass dann bei weiterem Wachsthume eine Aenderung in der Art eintritt, dass sich nun erst

[1]) Schmidt, Ueber einige baltisch-russische Petrefacten. Mém. Acad. Pétersb., 1874, vol. XXI. — Nikitin, Bull. soc. nat. Moscou, 1877, part 1.

[2]) Abhandlungen der Berliner Akademie, 1853, S. 170.

die definitiven Ambulacralplatten bilden und die Wassergefässe vom Innern abschliessen, während der sie nach aussen bedeckende Theil resorbirt wird und verschwindet; allein wenn auch dadurch eine Andeutung gegeben war, dass der Unterschied zwischen Seesternen und Seeigeln kein so bedeutender sei, als es auf den ersten Anblick scheinen mochte, so war die Sache doch noch nicht klar.

Die Ambulacra von *Mesites* geben uns in unerwarteter Weise Aufklärung über dieses Verhältniss; wir sehen hier in jedem Radius einen vollkommen geschlossenen, sowohl nach aussen als gegen den Körperhohlraum von Platten vollständig getrennten Canal vom Munde nach abwärts verlaufen. Es ist klar, dass diese Canäle keine andere Bestimmung haben konnten als die Aufnahme des ambulacralen Wassergefässes; dieses befindet sich somit hier in einer Lage, aus welcher sowohl die Anordnung, wie sie beim Seeigel, als diejenige, wie sie beim Seesterne herrscht, leicht abgeleitet werden kann; verschwinden im Verlaufe der weiteren Entwicklung die nach innen gelegenen Platten, so liegt nun das ambulacrale Gefäss wie bei einem Seeigel, tritt die äussere Reihe zurück, so befindet er sich äusserlich wie beim Seesterne.

Nachdem wir uns durch den Nachweis fossiler Zwischenformen von der nahen Verwandtschaft der Seeigel und der Seesterne überzeugt haben, so wird es nun möglich, die einzelnen Theile des Skeletes beider miteinander zu vergleichen. In der Regel werden die Ambulacraltafeln beider Abtheilungen als einander homolog betrachtet, allein wenn wir uns daran erinnern, dass die Ambulacraltafeln der Seeigel der äusseren, jene der Seesterne der inneren Plattenschicht von *Mesites* entsprechen, so werden wir an dieser Auffassung, welche ohnehin schon durch die Lage des Ambulacralgefässes in beiden Classen unwahrscheinlich wird, nicht ferner mehr festhalten können. In dem Skelete der Seeigel können gewisse kleine Fortsätze auf der Innenseite der Ambulacraltafeln mancher Cidariden mit den Ambulacralplatten der Seesterne verglichen werden, worauf Johannes Müller hinwies.[1]) Eine andere Frage ist, ob im Skelete der Seesterne die Ambulacralplatten der Seeigel vertreten sind. Wie oben erwähnt wurde, ist in der Jugend das ambulacrale Gefäss der Seesterne von einer Plattenreihe bedeckt, welche später resorbirt wird. Dass diese den Ambulacraltafeln der Seeigel entspricht, kann keinem Zweifel unterliegen, und die Frage ist nur, ob diese Gebilde im Alter ganz verschwinden, oder ob Reste derselben auch bei erwachsenen Asteriden vorhanden sind.

Es kann sich dabei nur um die adambulacralen Tafeln handeln, welche in der Regel mit den interambulacralen Platten der Seeigel parallelisirt werden; gegen diese Deutung spricht aber schon der Umstand, dass die ambulacralen und adambulacralen Platten der Seesterne in gleicher Zahl vorhanden sind, ein

[1]) l. c.

Verhältniss, welches demjenigen zwischen ambulacralen und interambulacralen Tafeln bei Seeigeln durchaus widerspricht. Es liessen sich noch einzelne ähnliche Analogien vorbringen, doch kann eine ganz sichere Entscheidung dieser Frage vorläufig auf paläontologischem Wege nicht angestrebt werden; es ist Aufgabe der embryologischen Untersuchung, hier zu entscheiden und die Sache neuerdings zu prüfen.

Eine zweite Frage von Bedeutung ist die, ob die am Ende des Armes der Seesterne befindlichen einzelnen Platten, die Augentafeln, den Augentäfelchen der Seeigel entsprechen oder nicht; man war bisher allgemein der Ansicht, dass dies der Fall sei, in neuerer Zeit wurden aber Zweifel dagegen erhoben, allein, wie ich glaube, nicht mit Recht; wir gehen aber hier noch nicht näher auf diesen schwierigen und verwickelten Gegenstand ein, der die Kenntniss einer Reihe von Punkten in der Entwicklung der Crinoiden voraussetzt und daher erst später besprochen werden kann.

Bestätigt sich, wie zu erwarten steht, die Annahme, dass nicht die ambulacralen, sondern die adambulacralen Tafeln der Seesterne den Ambulacraltafeln der Seeigel entsprechen, dann haben wir in den oberen und unteren Randtafeln der Seesterne die Aequivalente der Interambulacraltafeln der Seeigel, was mit der Lage dieser Gebilde zu den Augentäfelchen in beiden Abtheilungen sehr gut stimmt; der Umstand, dass die Randtafeln der Sterne aus vier Reihen bestehen, weist auf Beziehungen zu den paläozoischen Echinoiden mit ihren zahlreichen Reihen von Interambulacraltafeln hin.

Die Blastoideen.

Wir sind zu dem Ergebnisse gelangt, dass unter den geologisch ältesten Vertretern der Asteroiden wie der Echinoiden Formen vorkommen, welche sich einander und den aus vielen Tafeln zusammengesetzten und mit fünf regelmässigen Ambulacren versehenen Typen der Cystideen in hohem Grade nähern, so dass bei einzelnen Gattungen die Zutheilung zu der einen oder andern Classe fast willkürlich erscheint. Allein damit sind die wichtigen Beziehungen, in welchen die Cystideen zu anderen Echinodermen stehen, nicht erschöpft; nach einer andern Richtung schliessen sich die Blastoideen und Crinoiden innig an die wenigtäfligen Formen der Cystideen an, so dass diese Classe den Knotenpunkt bildet, in welchem alle Verwandtschaftslinien der Echinodermen zusammenlaufen.

Vor Allem ist die kleine paläozoische Gruppe der Blastoideen[1]) mit den Cystideen so eng verbunden, dass es nach der Ansicht mancher Paläonto-

[1]) Die grundlegende Arbeit über Blastoiden ist: F. Römer, Monographie der fossilen Crinoidenfamilie der Blastoiden und der Gattung *Pentatrematites* insbesondere. Wiegmann's

logen kaum möglich ist, zu sagen, wo die einen aufhören und die anderen anfangen, und neuerdings vorgeschlagen wurde, die Blastoideen als eine untergeordnete Gruppe der Cystideen zu betrachten.

Die Blastoideen treten ganz vereinzelt im oberen Silur Amerikas auf, etwas häufiger werden sie im Devon, ihre Hauptblüthe erreichen sie im Kohlenkalke, in dessen Ablagerungen sie namentlich in Amerika sehr häufig sind. Ueber die obere Grenze der Kohlenformation reicht nach den jetzigen Erfahrungen kein Vertreter dieser Abtheilung hinaus.





Fig. 115. *Pentatrematites florealis* aus amerikanischem Kohlenkalk, nach F. Römer.

Der Kelch oder Körper dieser kleinen, meist mit einem schwachen Stiele versehenen Formen besteht aus dreizehn Kalkstücken, welche in der Weise gelagert sind, wie es Fig. 115 angibt.

Die Lagerung derselben lässt sich auf das Schema des Kelchbaues zurückführen, wie wir es bei den Crinoiden kennen lernen werden. Auf der unteren, dorsalen Seite schliessen sich zunächst an den Stiel drei Platten der »Basis« an, von welchen zwei je doppelt so gross sind als die dritte. Denkt man sich die beiden ersteren aus der Verwachsung von je zwei kleineren entstanden oder zwei kleineren entsprechend, wie dies auch durch den Umriss dieser Stücke nahegelegt wird, so erhält man die normale Fünfzahl, und zwar sind die einzelnen Elemente interradial gestellt. Ueber der Basis erheben sich in radialer Stellung fünf grosse Platten, welche durch einen an ihrer oberen Seite gelegenen tiefen, bald breiten, bald schmalen Ausschnitt gabelförmige Gestalt erhalten (»Gabelstücke«) und den Radialien der Crinoiden entsprechen. Endlich sind gegen den Scheitel zu fünf kleinere, schmale, interradial gelegene Kalkstücke vorhanden, welche über den Nähten zwischen je zwei Gabelstücken stehen und die Fortsetzung der aneinanderstossenden Zinken dieser letzteren darstellen; diese »Trapez- oder Deltoidstücke« werden von manchen mit den Mundstücken oder Oralien der Crinoiden parallelisirt. Die Grösse der einzelnen Stücke ist bei den verschiedenen Gattungen sehr wechselnd, meist sind die Gabelstücke am grössten, die Basis und die Deltoidstücke ziemlich klein, bisweilen aber nehmen diese an Grösse zu, bisweilen auch sind die Deltoidstücke so klein, dass sie äusserlich gar nicht sichtbar sind.

Archiv, 1851, Bd. XVII, 1. Theil. — Eine sehr ausführliche und treffliche Neubearbeitung ist: R. Etheridge jun. and H. Carpenter, Catalogue of the Blastoidea in the geological department of the British Museum. London 1886. — Eine ähnliche Bearbeitung der Cystideen wäre in hohem Grade wünschenswerth und für das Verständniss der ganzen Classe der Echinodermen von Wichtigkeit.



Auf diese Weise wird ein Kelch aufgebaut, in welchen vom Scheitel her fünf tiefe, radial gelegene Ausschnitte eingreifen, und in diesen liegen die ambulacralen Theile, oder wie sie oft genannt werden, die »Pseudoambulacra« Dieselben sind bald breit und blumenblattförmig, bald schmal und linear und zeigen eine sehr verwickelte Beschaffenheit. Bei der typischen Gattung *Pentatrematites (Pentremites)* sieht man in den breiten Ambulacralräumen bei vollständiger Erhaltung eine von einer Mittellinie getheilte, quergestreifte Oberfläche; ist diese etwas abgewittert, oder fertigt man Schliffe an, was zu besseren Resultaten führt, so bemerkt man, dass die Mitte von einem Kalkstücke, dem Lanzettstücke eingenommen wird, zu dessen beiden Seiten sich je eine Reihe von Kalkstückchen, die Porenstücke oder Seitenstücke, lagern, ambulacrale Täfelchen, an deren Rändern die Ambulacralporen durchtreten. Ausserdem tragen dieselben noch Gruben, in welchen aus zahlreichen Kalkstückchen bestehende Fiedertentakeln, »Pinnulae«, wie wir sie bei den Crinoiden finden werden, angebracht sind. Allerdings sind diese letzteren zarten Organe nur äusserst selten erhalten, aber in einzelnen Fällen ist es gelungen, dieselben zu beobachten. Bei manchen Formen treten zu den Porenstücken noch »supplementäre Porenstücke«, bisweilen auch Deckplättchen der Ambulacra, so dass bei vollständiger Erhaltung der Bau ein sehr verwickelter wird. Das Lanzettstück, unter welchem bisweilen noch ein zweites kleineres »Unterlanzettstück« liegt, ist der Länge nach von einem Canale durchzogen, welcher als zur Aufnahme des ambulacralen Wassergefässes bestimmt gedeutet wird, eine Auffassung, die allerdings zu grossen Schwierigkeiten unterworfen ist, um angenommen zu werden.

Abweichungen von diesem Baue finden sich, indem bei manchen Formen die Lanzettstücke mehr nach innen gerückt sind und von den Porenstücken ganz oder theilweise bedeckt werden, was natürlich mit einer starken Verschmälerung der ambulacralen Felder und der ihnen entsprechenden Gabelausschnitte des Kelches verbunden ist.

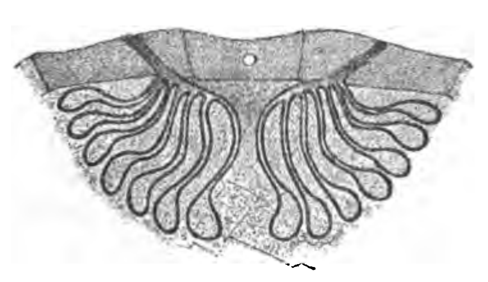


Fig. 116. Querschnitt durch ein Ambulacrum von *Pentatrematites*, vergrössert, nach Etheridge und Carpenter.

Hebt man bei einem ganz typisch gebauten Blastoiden, bei *Pentatrematites*, das Lanzettstück ab, oder untersucht man durch einen Schliff die unter demselben gelegenen Theile, so findet man eine ausserordentlich eigenthümliche Einrichtung: unter der rechten, wie unter der linken Hälfte des Ambulacrums liegt ein Bündel platter kalkiger Röhren, welche durch eine sehr stark gefaltete Kalkmembran gebildet werden, den Ambulacren parallel verlaufen und mit den

Poren dieser in Verbindung stehen (vergl. Fig. 116). Gegen oben, im Scheitel des Thieres münden diese Röhren nach aussen; in der Mitte des Scheitels liegt der Mund, und dieser ist von fünf Oeffnungen umgeben, von denen vier, untereinander gleichgestaltet, nur als die Ausführungsgänge von je zwei Röhrenbündeln dienen, während die fünfte, grösste diese Function mit der des Afters verbindet. Alle diese Oeffnungen sind bei ausnahmsweise gut erhaltenen Exemplaren durch kleine Plättchen verschlossen.

Diese normalste Anordnung zeigt sich nun vielfach abgeändert; die Zahl der Lamellenröhren ist eine wechselnde, sie kann bis zu sechzehn in einem Bündel steigen, bei gewissen Formen aber ist statt eines ganzen Bündels nur eine Röhre vorhanden, während bei den verbreitetsten und charakteristischesten Vertretern deren vier bis fünf vorzukommen pflegen; bei anderen fehlen die Röhrenbündel in dem Afterinterradius, manche haben im Scheitel zehn im Kreise gestellte Oeffnungen, während bei der Gattung *Orophocrinus* (Fig. 117) die Ausmündung dieser Organe überhaupt nicht durch runde Scheitelöffnungen stattfindet, sondern durch zehn Schlitze, welche auf den Seiten des Kelches dicht neben den Ambulacren gelegen sind. Die abweichendste Bildung endlich finden wir bei der Gattung *Codonaster;* hier liegen die Röhren nicht unter den Ambulacren und ihren Lanzett- und Porenstücken, sondern neben denselben, und jede Röhre mündet durch einen selbstständigen Schlitz auf der Oberfläche der Radial- und Deltoidstücke. Dadurch wird eine Zeichnung hervorgebracht, welche den Porenrauten mancher Cystideen durchaus ähnlich ist, und in der That stimmt mit diesen auch der ganze Bau der Röhrenbündel von *Codonaster* (Fig. 118) völlig überein, während er von demjenigen der typischen Blastoideen abweicht.



Fig. 117. *Orophocrinus stelliformis* aus amerikanischem Kohlenkalk, nach Etheridge und Carpenter.



Fig. 118. *Codonaster trilobatus* aus irischem Kohlenkalk, nach Etheridge und Carpenter.

Es wurde bisher nur die äussere Erscheinung all' dieser verwickelt angeordneten Theile geschildert, aber wir haben uns mit der Bedeutung der meisten noch nicht näher beschäftigt. Dass die centrale Oeffnung des Blastoidenscheitels dem Munde, die grösste unter den interradial gelegenen Oeffnungen dem After entsprechen, und dass die Durchbohrungen der radialen Porenstücke Ambulacralporen darstellen, wird wohl kaum mehr auf Widerspruch stossen, aber in anderen Richtungen sind wir noch sehr im Unklaren. Das gilt zunächst von den Lanzettstücken, aber kaum weniger von den Röhrenbündeln und den dazu gehörigen Oeffnungen. Billings hat zuerst darauf hingewiesen, dass sie als

Athmungsorgane gedient haben, und er bezeichnet deshalb die Röhren als Hydrospiren, die Oeffnungen als Spiracula. Diese Namen haben vielfach Eingang gefunden, allein der Gebrauch derselben ist durchaus verwerflich; es ist wohl möglich, dass die Vermuthung von Billings über die Bedeutung dieser Theile das Richtige trifft, aber es ist eben doch nur eine Möglichkeit, und darum ist es unzulässig, Bezeichnungen zu wählen, welche die Hypothese als erwiesen annehmen und voraussetzen.

Wir können hier nicht all' die Ansichten erörtern, welche im Laufe der Zeit über das Wesen der genannten Organe geäussert worden sind, zumal da Etheridge und Carpenter diesen Gegenstand kürzlich sehr eingehend besprochen haben. Am verbreitetsten ist die Meinung, dass die Röhrenbündel eine doppelte Aufgabe hatten, dass sie einerseits zur Athmung als eine Art von Kiemen, andererseits als Generationsorgane, als Aufbewahrungsorte für die Geschlechtsstoffe dienen. Diese Ansicht, welche schon seit längerer Zeit viele Anhänger zählt, hat namentlich neuerdings an Wahrscheinlichkeit gewonnen, seitdem H. Ludwig auf die ausserordentliche Aehnlichkeit hingewiesen hat, welche in Lage und Form zwischen den Schlitzen im Kelche von *Orophocrinus* und denjenigen herrscht, welche bei den Ophiuren oder Schlangensternen als Oeffnungen der sogenannten Geschlechtsbursen dienen. Immerhin ist aber die ganze Entwicklung der Blastoideen eine so ganz eigenthümliche und von allen lebenden Formen abweichende, dass wir mit allen derartigen Vergleichen nicht vorsichtig genug sein können.

In die sehr verwickelten Einzelheiten des Baues der Blastoideen gehen wir hier nicht weiter ein. Die ganze Abtheilung bildet einen erloschenen, überaus aberranten Zweig des Echinodermenstammes, der nur mit Hilfe der genauen Kenntniss aller übrigen Classen richtig gewürdigt und gedeutet werden kann, zum Verständnisse dieser letzteren aber so viel wie nichts beiträgt, und in Folge dessen ist die Bedeutung der Blastoideen für das Verständniss der Gesammtheit keine sehr grosse. Von Wichtigkeit ist es hier nur, die Beziehungen zu den anderen Echinodermen festzustellen.

Man hat eine nahe Verwandtschaft zu den Seeigeln nachweisen zu können geglaubt; wir haben bei den Blastoideen auf der Oberseite eine centrale Oeffnung, umgeben von fünf weiteren interradial gelegenen Oeffnungen, und augenscheinlich erinnert eine solche Anordnung an den Scheitelapparat eines regulären Seeigels, welchem die Augentäfelchen fehlen, also etwa an *Typhlechinus sphaericus*. Ferner kann man die Ambulacra eines *Pentatrematites* mit den Petaloidien irregulärer Seeigel vergleichen. Allein mehr als eine äussere Aehnlichkeit ist hier nicht vorhanden, und eine nähere Prüfung vermag keinerlei wirkliche Homologie zu finden. In erster Linie ist die centrale Oeffnung bei den Blastoideen der Mund, bei den Seeigeln der After; vor Allem aber würde man bei einer derartigen Parallele die Rückenseite des Seeigels mit der Bauchseite der

Blastoidee vergleichen. Wir haben bei Untersuchung der Beziehungen zwischen Cystideen und Seeigeln gesehen, dass bei den ersteren und bei den gestielten Echinodermen überhaupt die um den Ansatz des Stieles sich gruppirenden Theile der Lage nach dem Scheitel der Seeigel entsprechen, die Oeffnungen der Blastoideen liegen also auf der entgegengesetzten Seite, und damit fällt natürlich jeder Versuch in sich zusammen, eine nähere Uebereinstimmung zwischen beiden Abtheilungen herauszufinden. Dass aus der Aehnlichkeit der Schlitze auf dem Kelche von *Orophocrinus* mit den Genitalschlitzen der Ophiuren bei der sonst so überaus grossen Verschiedenheit des ganzen Baues nicht auf nahe Verwandtschaft geschlossen werden kann, bedarf wohl keiner besonderen Auseinandersetzung.

In anderer Weise gestalten sich die Beziehungen zu den Cystideen und Crinoiden, und es sind wohl heute fast alle Paläontologen damit einverstanden, dass diese Abtheilungen einander sehr nahe stehen, nur über Art und Grad der Verwandtschaft bestehen Meinungsverschiedenheiten. Die Einen betrachten die Blastoideen und Cystideen nur als untergeordnete Gruppen der Crinoiden, andere betrachten die drei genannten Abtheilungen als gleichwerthige Ordnungen in der Classe der Crinoiden im weiteren Sinne, wieder andere vereinigen Cystideen und Blastoideen als »*Anthodiata*« und stellen sie den Crinoiden gegenüber, oder sie betrachten die Blastoideen nur als eine Unterabtheilung der Cystideen, während eine weitere Ansicht die Cystideen, Blastoideen und Crinoiden als ebensoviele selbstständige, den Seeigeln, Seesternen u. s. w. gleichwerthige Classen betrachtet. Diese letztere Anschauung gewinnt neuerdings sehr an Boden, eine eigene Begründung derselben ist an dieser Stelle wohl kaum nöthig, da dieselbe schon in unserer Darstellung der gesammten Beziehungen der einzelnen Gruppen zu einander gegeben ist.

Auch Etheridge und Carpenter vertreten diese Ansicht in ihrer schönen Monographie der Blastoideen in sehr entschiedener Weise, ja es muss fast scheinen, dass sie in ihren Bestrebungen, die Selbstständigkeit der Blastoideen nachzuweisen, etwas zu weit gehen, indem sie das Vorhandensein von Bindegliedern zwischen denselben und anderen Echinodermen ganz in Abrede stellen, eine Ansicht, in welcher ich den genannten Forschern nicht folgen kann. In erster Linie muss hier die schon oben genannte Gattung *Codonaster* hervorgehoben werden, welche schon mehrfach als eine Zwischenform zwischen Cystideen und Blastoideen erwähnt, ja von Manchen, wenn auch mit Unrecht, geradezu bei den ersteren eingereiht worden ist. Etheridge und Carpenter bezeichnen *Codonaster* ihrerseits als einen ganz typischen Vertreter der Blastoideen und heben hervor, dass die oberständigen Oeffnungen der Röhrenbündel auch anderen Gattungen der Classe, z. B. *Orophocrinus,* fehlen, und dass man daraufhin auch diese Genera den Cystideen zutheilen müsste. Darum handelt es sich wohl hier nicht, sondern die Sachlage muss anders aufgefasst werden. *Codo-*

naster entfernt sich in der Anlage seiner Röhrenbündel sehr weit von den typischen Vertretern der Classe, z. B. von *Pentatrematites*, und zeigt in diesem einen Merkmale vollständige Uebereinstimmung mit manchen Cystideen, *Codonaster* ist geradezu eine Blastoidee mit den Röhrenbündeln (Hydrospiren) einer Cystidee, und seine Bedeutung als wichtiges Bindeglied zwischen beiden Classen steht unbestreitbar fest. Auch dieselbe Regelmässigkeit des Kelches und dieselbe Zahl der Stücke kommt ausserhalb des Kreises der Blastoideen bei *Stephanocrinus* vor, und bei anderen Formen ist eine Abweichung nicht im Gesammttypus des Kelches, sondern nur in der Zahl der Stücke vorhanden, also in einem Merkmale, dem wohl niemand hohen classificatorischen Werth beilegen wird. Ferner ist die sehr charakteristische Form der fünf Ambulacra und die Lagerung derselben in gabelförmigen Radialstücken bei *Cystoblastus, Asteroblastus* und *Blastoidocrinus*[1]) vorhanden. Dem Merkmale, dass die Röhrenbündel bei den Blastoideen nicht in die Basalregion hinabreichen, dürfte wenig Werth beizulegen sein, und so bleibt als ganz eigenthümliches Merkmal nur das durchbohrte Lanzettstück übrig, von dessen Anwesenheit oder Abwesenheit bei *Asteroblastus, Cystoblastus* u. s. w. wir nichts wissen.

Wenn es also auch kaum gerechtfertigt ist, zu sagen, dass Blastoideen und Cystoideen so ganz ineinander verschwimmen, dass man keine Grenze zwischen beiden ziehen kann, so ist doch auf der andern Seite sicher, dass beide Classen überaus nahe verwandt sind und durch Bindeglieder der wichtigsten Art aneinandergeknüpft werden.

Die Crinoiden.

Von ausserordentlich grosser Bedeutung ist die letzte Classe der Echinodermen, die Classe der Crinoiden oder Seelilien, welche allein sich an Umfang und Wichtigkeit mit den Seeigeln messen kann, wenn auch die Art des Vorkommens eine durchaus verschiedene ist. War die Zahl der Seeigel in der paläozoischen Zeit eine sehr geringe und sind sie dann in den jüngeren Perioden in steter Zunahme begriffen, so spielen umgekehrt die Crinoiden in den jetzigen und in den tertiären Meeren nur eine ziemlich untergeordnete Rolle, nehmen in mesozoischer Zeit erheblich zu, erreichen aber ihre höchste Blüthe in der paläozoischen Zeit, ja schon im oberen Silur finden wir ausserordentlich grosse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung, und sie übertreffen hier, sowie im Devon und Kohlenkalk, alle anderen Echinodermen bei Weitem. Merkwürdigerweise zeigt sich wie in der zeitlichen, so auch in der morphologischen Entwicklung ein eigenthümlicher Gegensatz zwischen Crinoiden und Seeigeln; bei diesen sind, wie oben gezeigt wurde, die geologisch ältesten Formen meistens durch besonders

---

[1]) *Blastoidocrinus* ist allerdings noch nicht hinreichend bekannt und könnte, wie Etheridge und Carpenter hervorheben, vielleicht doch eine echte Blastoidee sein.

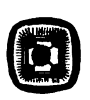
strenge Durchführung des fünfstrahligen Baues ausgezeichnet, in jüngeren Ablagerungen dagegen treten mehr und mehr Typen mit zweiseitiger Symmetrie hervor. Bei den Crinoiden dagegen ist bei der grossen Mehrzahl der paläozoischen Gattungen eine sehr ausgesprochene Abweichung von der fünfstrahligen Anordnung und Hinneigung zur Zweiseitigkeit Regel, während bei den jüngeren die grossen Hauptzüge des Baues durchaus fünfstrahlig sind.



Fig. 119. *Encrinus liliiformis* aus dem Muschelkalke, nach Quenstedt.

Wenn wir einen normal gebauten Crinoiden ins Auge fassen (vergl. Fig. 119), so fallen an demselben sofort zwei Haupttheile auf, der Stiel und die Krone, welch' letztere wieder in den Kelch und die Arme zerfällt. Der Stiel ist in der Regel mit seinem unteren Ende an irgend einem fremden Körper befestigt, oft mit einer wurzelförmigen Ausbreitung; doch kommen auch Formen vor, bei welchen sich der Stiel nach unten verjüngt, sich zuspitzt oder abrundet, so dass eine Fixirung nicht stattfinden konnte. Eine solche Entwicklung finden wir z. B. bei der Gattung *Woodocrinus* aus dem Kohlenkalke, ähnliche Bildung herrscht bei einigen mesozoischen Crinoiden, und sie ist auch bei einigen lebenden Tiefseeformen beobachtet worden, welche in ihrem von keinem Wellenschlage bewegten Wohnorte einer Anheftung nicht bedürfen.

Uebrigens sind nicht alle Crinoiden gestielt; einige sind unmittelbar mit der Unterseite an einen fremden Körper angewachsen *(Holopus, Cotylederma, Cyathidium)*, während andere nur in früher Jugend mit einem Stiele versehen sind, sich aber bald von demselben losmachen und dann freie Ortsbewegung gewinnen. Das gilt vor Allem von der bekannten Gattung *Antedon (Comatula)* und ihren Verwandten, welche vom Jura an vorkommen und in Tertiär und Jetztzeit unter allen Crinoiden weitaus die erste Rolle spielen; auch einige ausgestorbene Typen, wie *Marsupites, Uintacrinus, Agassizocrinus*, sind frei.



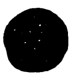



Fig. 120. Stielglieder verschiedener Crinoiden, von den Gelenkflächen gesehen.

Der Stiel ist rund oder fünfeckig, seltener eiförmig im Querschnitt, er besteht aus einer überaus wechselnden, meist sehr grossen Menge von Gliedern, welche senkrecht übereinander folgen und mit ebenen Flächen aneinanderstossen; auf diesen Gelenkflächen finden sich feine, radiale oder blumenblattähnliche Zeichnungen, welche dem Verlaufe von Sehnen entsprechen (Fig. 120). Seiner ganzen Länge nach ist der Stiel von einem

Regel bei dem unmittelbar an den Stiel anstossenden Kranze vor, mag derselbe nun der innere Basalring einer dicyklischen oder der einzige einer monocyklischen Form sein. Sehr oft sind hier statt der fünf Stücke vier oder drei, selten zwei vorhanden, und es gibt sich schon hier eine erste Abweichung von dem normal fünfstrahligen Baue zu erkennen, dem allerdings keine sehr grosse Bedeutung beizumessen ist. Das Verhalten ist nämlich so, dass in der Regel ein vierzähliger Basalkranz aus drei kleineren Stücken und aus einem vierten doppelt so grossen besteht, welch' letzteres als aus der Verwachsung zweier kleiner entstanden gedacht werden muss, und ebenso besteht die dreizählige Basis meist aus einer kleinen einfachen und zwei grossen Doppelplatten. Allerdings finden sich auch Abweichungen von dieser Regel, die aber einer nachträglichen Ausgleichung zugeschrieben werden können.

Wie schon erwähnt, wird durch die Abweichung von der Fünfzahl in der Zusammensetzung des proximalen Kranzes eine Abweichung vom strahligen Baue begründet und zweiseitige Symmetrie angedeutet. Die Mittelebene, zu der sich die beiden Hälften der Basis symmetrisch stellen, geht z. B. bei vierzähligem Proximalkranz durch die Mitte der einzigen Doppeltafel und der gegenüberliegenden einfachen Tafel hindurch. Nun liegen aber auch gewisse andere Theile der Crinoiden, die nur einmal vorhanden sind, in einer besonderen Richtung, es gilt das namentlich von dem auf der Ventralseite gelegenen After und von den damit in Verbindung stehenden Theilen; auch dadurch wird eine Störung des fünfstrahligen Baues und zweiseitige Symmetrie hervorgebracht, die Symmetrieebene wird dabei durch den Interradius gebildet, in welchem der After liegt (Analinterradius). Vergleicht man nun an einem und demselben Stücke die Lage der durch die Verwachsung der Basalstücke begründeten Symmetrieebene mit derjenigen des Analinterradius, so findet man, dass beide in der Regel nicht zusammenfallen, sondern sich unter einem wechselnden, aber für einzelne Formengruppen gleichbleibenden Winkel schneiden.[1])

Man hat der Beschaffenheit der Basis sehr grosse Bedeutung beigemessen und dieselbe geradezu als wichtigstes Merkmal der Eintheilung der sämmtlichen paläozoischen Crinoiden zu Grunde gelegt. Man unterschied demnach zunächst Formen mit monocyklischer und solche mit dicyklischer Basis, und innerhalb dieser beiden Hauptgruppen trennte man wieder kleinere Abtheilungen nach der Zahl der Basaltafeln. Diese Eintheilung ist jedoch in neuerer Zeit mit Recht verlassen worden, da es sich zeigte, dass auf diesem Wege häufig ganz verschiedenartige Elemente zu einer Familie vereinigt und anderseits sehr nahe verwandte Formen im Systeme weit voneinander getrennt wurden.

Ueber der Basis (respective dem oberen Basalkranze) folgt zunächst ein weiterer Kranz, bei normaler Entwicklung von fünf Tafeln gebildet, dessen Stücke

[1]) Beyrich, Ueber die Basis der *Crinoidea brachiata*. Monatsber. der Berl. Akad., 1871.

wechselständig über denjenigen der Basis, also wieder radial liegen; es ist das der Radialkranz oder der erste Radialkranz, über welchem bei vielen Formen unmittelbar die Arme folgen, während bei anderen noch andere Kränze ebenfalls in radialer Richtung gelegener Tafeln auftreten, ehe die Abzweigung der Arme erfolgt. Jedenfalls aber stehen alle Kränze zwischen der Abzweigung der Arme und der Basis in der Anordnung ihrer Hauptelemente radial; fährt man also vom untern Ende eines Armes, oder wo zehn oder mehr Arme auftreten, von der Vereinigungsstelle der zueinander oder zu einem Radius gehörigen Arme nach abwärts gegen die Ansatzstelle des Stieles, so wird diese Linie, so lange sie durch Radialkränze geht, immer die Mitte von Täfelchen treffen; wo sie zum ersten Male auf eine Naht zwischen zwei Täfelchen stösst, hat sie die Basis erreicht, und es ergibt das ein sehr einfaches Mittel, um die Grenze zwischen Basis und Radien zu finden, und um zu entscheiden, ob auch ein innerer Basalkranz oder eine Infrabasis vorhanden ist, deren Stücke wieder radial stehen.

Häufig bilden die fünf radialen Tafeln für sich einen geschlossenen Kranz, eine Horizontalzone um den ganzen Kelch, und zwar ist das der Fall bei der grossen Mehrzahl aller nachpaläozoischen Crinoiden, während bei den paläozoischen Formen das nur bei einer Minderzahl stattfindet (*Stemmatocrinus, Erisocrinus, Cupressocrinus, Symbathocrinus, Phimocrinus, Lageniocrinus, Coccocrinus* u. a.); bei der grossen Mehrzahl der paläozoischen und ganz vereinzelten jüngeren Gattungen dagegen reichen die fünf Radialstücke nicht aus, um für sich allein einen Kranz zu bilden, und es treten, um die Lücken auszufüllen, zwischen die fünf Radialtafeln überzählige, interradial gelegene Stücke, die Interradialtafeln. Sehr häufig sind nicht alle Radialstücke in dieser Weise voneinander getrennt, sondern es ist nur ein Interradius, in dessen Fortsetzung auf der Kelchdecke der After liegt, der sogenannte Analinterradius durch das Eintreten einer oder mehrerer überzähliger Tafeln ausgezeichnet; bei anderen dagegen finden sich solche in allen fünf Interradien, wobei aber sehr oft der anale immer noch durch bedeutendere Zahl, Grösse oder Lagerung der Täfelchen abweicht (Fig. 122). Da die Menge der in dieser Weise in den Kelch eintretenden Kalkplättchen bisweilen eine sehr grosse ist, so ergibt sich häufig ein sehr complicirter Bau, dessen Entzifferung Aufmerksamkeit erfordert. Namentlich da, wo mehrere radiale Kränze vorhanden sind, vermehrt sich nach oben auch die Zahl der Interradialia erheblich, es kann auch eine Spaltung der Radialia in zwei eintreten, und zwischen diese secundären Radialia oder Distichalia treten auch selbst wieder eingeschaltete Stücke, sogenannte Interdistichalia, ein, so dass auf diese Weise sehr ver-


Fig. 122. Kelch von *Hexacrinus anaglypticus* aus dem mittleren Devon der Eifel, mit einer grossen analen Interradialtafel, nach L. Schultze.

wickelte Anordnung entsteht. (Vergl. unten die Abbildung von *Forbesiocrinus*).

Diese Arten der Anordnung von Täfelchen treten uns im oberen Theile des dorsalen Kelches entgegen, über die Auffassung derselben aber gehen die Ansichten sehr weit auseinander; die Einen nehmen an, dass bei den Crinoiden ursprünglich nur ein Radialkranz vorhanden ist, über welchem gleich die Arme beginnen, und dass in all' den Fällen, in welchen noch weitere Radialkränze auftreten, diese nur eine secundäre Bildung darstellen, dadurch entstanden, dass Theile der Arme fest miteinander verwachsen und so in den Kelch aufgenommen wurden; sie erkennen also diese weiter nach oben gelegenen Zonen nicht mehr als wirkliche Radialia, sondern nur als modificirte Theile der Arme an. Von anderer Seite wird das Hauptgewicht auf die Verbindung der einzelnen Tafeln untereinander gelegt; man kann nämlich in dieser Beziehung zweierlei Arten der Aneinanderfügung unterscheiden, unbewegliche Nahtverbindung und bewegliche Gelenkverbindung. Es sollte nun die Grenze zwischen Radialien und Brachialien (in den Kelch aufgenommenen Armgliedern) da stattfinden, wo man von der Basis nach oben gehend zuerst auf eine Gelenkverbindung trifft; allein auch diese Auffassung begegnet bedeutenden Schwierigkeiten, seitdem man gesehen hat, dass bei gewissen paläozoischen Crinoiden alle Täfelchen des Kelches, auch die Basalia und Radialia in beweglicher Verbindung miteinander stehen (Ichthyocrinaceen oder Articulata bei Wachsmuth und Springer),[1] während bei anderen, z. B. bei manchen Platycriniden der untere Theil der frei über den Kelch hervorragenden Arme noch unbeweglich ist. Wieder andere Paläontologen sehen von all' diesen morphologischen Deutungen ab, sondern sprechen von einer grösseren Anzahl von radialen Kränzen, welche bis dahin reichen, wo die Arme sich thatsächlich vom Kelche frei machen. Welche dieser Bezeichnungsarten am meisten Berechtigung hat, werden wir wohl erst dann sicher entscheiden können, wenn wir

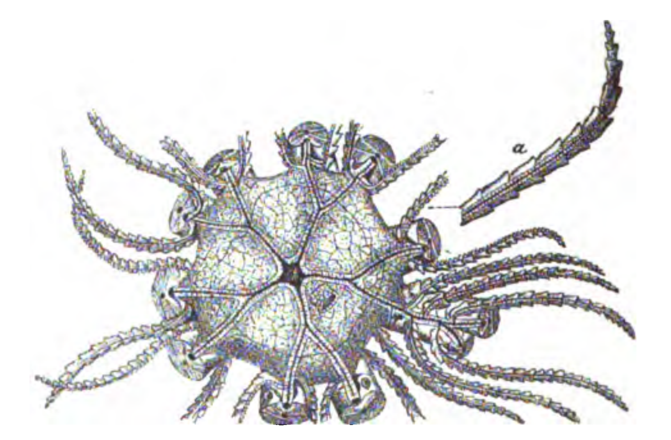


Fig. 123. Kelchdecke des lebenden *Pentacrinus asterius*, nach Bronn.

[1]) Ganz verschieden von dem, was man nach dem Vorgange von J. Müller gewöhnlich unter Articulaten versteht.

mit der Stammesgeschichte der paläozoischen Crinoiden näher vertraut sein werden. Vorläufig erschwert diese Verschiedenheit des Ausdruckes die Benützung der Literatur in ziemlich lästiger Weise.

Sehr mannigfaltig ist die obere oder ventrale Seite der Crinoiden, die sogenannte Kelchdecke entwickelt. Bei der Mehrzahl der lebenden Formen, bei *Antedon* und Verwandten, bei *Pentacrinus* (Fig. 123) u. s. w., ist dieselbe häutig und beweglich, und die Deckmembran, das »ventrale Perisom«, enthält in der Regel eine Menge feiner Kalkplättchen ohne feste Verbindung untereinander eingelagert. In der Mitte befindet sich die Mundöffnung und von dieser strahlen offene Furchen aus, in welchen die Ambulacra liegen; dieselben sind jederseits von einer Reihe beweglicher Saumplättchen begleitet, welche sich über diese Gruben zusammenschliessen können. In einem Interradius liegt die Afteröffnung, bisweilen am Ende einer ganz kurzen, aufrechtstehenden Röhre.



Fig. 124. Kelchdecke des lebenden *Hyocrinus Bethellianus*, nach H. Carpenter.

Neben diesem häufigeren Typus tritt uns unter den recenten Crinoiden noch eine zweite Entwicklungsart der Kelchdecke entgegen, welche bei *Holopus, Hyocrinus* (Fig. 124) und *Thaumatocrinus* vorkömmt; hier sind rings um die centrale Mundöffnung und zwischen den ambulacralen Furchen fünf grosse dreieckige Kalktafeln, die Oralstücke, welche entweder für sich allein die ganze Oberseite decken oder gegen den Rand von einer grösseren Anzahl kleiner, unregelmässig gelagerter Kalktafeln eingesäumt sind.

Diese zweierlei Bildungen scheinen auf den ersten Blick ausserordentlich verschieden und in keinerlei Weise aufeinander zurückführbar; die Untersuchung der individuellen Entwicklung bei den Formen mit weicher Kelchdecke hat jedoch ergeben, dass diese in früher Jugend ebenfalls mit fünf grossen Oraltafeln ausgestattet sind, und dass die definitive Gestaltung erst später durch Resorption dieser Stücke eintritt. Wir dürfen daraus auch mit vollster Sicherheit schliessen, dass *Pentacrinus*, *Antedon* und Genossen von Grundformen mit fünf grossen Oralien abstammen.

Ueber die Kelchdecken der tertiären und mesozoischen Crinoiden, welche sich offenbar zur Erhaltung in fossilem Zustande wenig eigneten, wissen wir sehr wenig; um so besser sind die betreffenden Theile ihrer häufig sehr festen, kalkigen Täfelung wegen bei paläozoischen Crinoiden erhalten. Manche dieser geologisch alten Formen nähern sich in dieser Beziehung allerdings den lebenden Typen, die Mehrzahl aber erscheint wenigstens auf den ersten Blick durchaus abweichend gebildet, und wenn auch die nähere Prüfung mehr Beziehungen zu den jüngeren Crinoiden erkennen lässt, als man in der Regel annimmt, so

ist doch der Unterschied ein sehr merklicher. In erster Linie ist von Bedeutung, dass Mund und Ambulacralfurchen meist nicht offen liegen, sondern sich unter einer Decke fester Kalktäfelchen befinden, so dass der Mund keine unmittelbare Verbindung nach aussen hat; eine solche findet nur mittelbar in der Art statt, dass durch die Oeffnungen, in welchen die Ambulacra unter der festen Decke hervortreten und sich den Armen zuwenden, Wasser eintreten kann.[1]) Die einzige Oeffnung in der Kelchoberfläche ist mehr oder weniger excentrisch gestellt, sie entspricht dem After und befindet sich häufig auf der Spitze einer hohen, mit fester Täfelung versehenen Röhre der Proboscis. Auf die überaus mannigfachen Einzelheiten dieser Bildungen gehen wir für den Augenblick nicht näher ein, da wir sehr bald, bei Besprechung des verwandtschaftlichen Verhältnisses zwischen älteren und jüngeren Crinoiden, sehr ausführlich auf diesen Gegenstand zurückkommen werden.

Ueber dem Kelche erheben sich die Arme, welche in der unmittelbaren Fortsetzung der Radialstücke gelegen sind und mit diesen in Gelenkverbindung stehen. An Form wie an Zahl sind dieselben ausserordentlich wechselnd; bald trägt ein grosser Kelch überaus schmächtige Arme, während diese in anderen Fällen durch die Wucht ihrer gewaltigen Entwicklung den winzigen Kelch fast zu erdrücken scheinen. Bei manchen geht von jedem der fünf Radialstücke nur ein Arm aus, bei anderen ist die Zahl derselben eine sehr grosse. Sie sind wie der Stiel mit zahlreichen Kalkstückchen getäfelt, welche entweder in einer einzigen Reihe hintereinanderstehen, oder zweizeilig mit wechselständigen Stücken angeordnet sind; nur in seltenen Ausnahmsfällen finden wir statt einer der beiden eben angegebenen, oft ineinander übergehenden Entwicklungsarten einen Aufbau aus wenigen sehr grossen Panzertafeln. Auf der Innenseite sind sie mit einer tiefen Ambulacralfurche versehen, welche entweder offen, oder mit einfachen beweglichen Saumplättchen eingefasst, oder mit Kalkplättchen geschlossen ist; sie tragen kleine, gegliederte, kalkige Fortsätze, die Pinnulae oder Fiederchen, in welchen sich bei den lebenden Formen die Generationsorgane entwickeln, die aber, wenn auch bei der Mehrzahl, so doch nicht bei allen fossilen Formen vorhanden sind.

Crinoiden und Cystideen.

Die ältesten Repräsentanten der Crinoiden begegnen uns schon in den cambrischen Bildungen, doch sind aus diesen noch keine wohlerhaltenen Exemplare,

---

[1]) A. v. Koenen theilt mit (Beitrag zur Kenntniss der Crinoiden des Muschelkalkes. Abhandlungen der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, 1887, Bd. XXXIV, S. 4 des Separatabdruckes), dass Professor Ehlers eine derartige subtegminale Lage des Mundes für morphologisch unmöglich halte. Ein Urtheil hierüber wird natürlich nur gestattet sein, wenn eine eingehende Begründung dieser Ansicht vorliegen wird; vorläufig aber muss

sondern lediglich isolirte Stielglieder bekannt,[1]) aber schon im Silur erheben sich die Crinoiden zu einer ungeheuren Formenmenge und behalten dieselbe in Devon und Kohlenkalk bei, in der Art, dass das Silur die grösste Mannigfaltigkeit an verschiedenartigen Typen, der Kohlenkalk die grösste Artenzahl beherbergt. Die jüngsten paläozoischen Bildungen, diejenigen der Permformation, haben bis jetzt erst einen einzigen Crinoiden geliefert, wie denn überhaupt die Fauna dieser Zeit bis jetzt erst in überaus ärmlicher Entwicklung bekannt ist. Allein bei den Crinoiden ist die spärlichere Vertretung im Perm nicht allein diesem zufälligen Umstande zuzuschreiben, sondern diese Periode scheint in der That den Beginn der wirklichen Abnahme der Classe zu bezeichnen, denn auch in späteren Formationen kann sich diese auch nicht entfernt mehr zu jener früheren Bedeutung aufschwingen, die Seeigel scheinen hier an ihre Stelle getreten zu sein und sie zu verdrängen.

In der mesozoischen Zeit erscheinen nach der gewöhnlichen Auffassung die Articulaten und sind in Trias und Jura, etwas weniger in der Kreidezeit durch eine ziemlich ansehnliche Zahl Typen repräsentirt.

Im Tertiär sind Crinoidenreste sehr spärlich, und auch in der Jetztzeit sind es nur die ungestielten Comatuliden, welche häufig und in grosser Artenzahl vorkommen, während die verhältnissmässig wenigen noch lebenden Formen der gestielten Crinoiden fast ausnahmslos auf die grösseren Meerestiefen beschränkt sind.

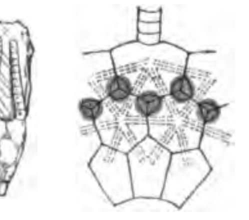


Fig. 125. *Porocrinus*, nach Beyrich.

Unter den paläozoischen Crinoiden sind für uns vor Allem jene Formen von Wichtigkeit, welche ihre Classe mit den Cystideen verbinden; unter diesen letzteren nähern sich die mit Armen versehenen Formen, deren Kelch aus wenigen grossen Tafeln besteht, schon sehr den Crinoiden, und bei manchen beginnt auch schon eine Annäherung an den fünfzähligen Bau. Vor Allem aber ist von Bedeutung die im unteren Silur der russischen Ostseeprovinzen und von Canada vorkommende Gattung *Porocrinus* Bill. (Fig. 125), deren ganzer Bau den Crinoidencharakter trägt, die aber noch mit den charakteristischen Porenrauten der Cystideen versehen ist.[2])

Es ist aber nicht diese Gattung allein, welche zwischen beiden Classen vermittelt, noch andere stellen sich in die Mitte, so dass an einem Zusammenhange nicht gezweifelt werden kann. Wir treffen dabei auf eine Erscheinung,

---

ich sagen, dass mir eine andere Deutung des fossilen Materials als die herkömmliche und auch hier angenommene schwer möglich scheint (vergl. z. B. *Cyathocrinus malvaceus*).

[1]) Die Bedeutung von *Macrocystella* Callaway aus den obercambrischen Schichten von Wales ist noch nicht klar.

[2]) Beyrich, Verhandlungen des Vereins naturforschender Freunde in Berlin vom 19. April 1879.

welche lebhaft an das Verhältniss erinnert, welches zwischen Cystideen, Seeigeln und Seesternen herrscht. Wir haben oben gesehen, dass es nicht ganz getrennte Wege sind, welche von der ersten dieser Abtheilungen zu den beiden anderen hinüberführen, sondern dass die betreffenden Zwischenformen, wie *Cystocidaris* und *Palaeodiscus,* Eigenschaften aller drei Gruppen in sich vereinigen, dass mithin Seesterne und Seeigel aus gemeinsamer Wurzel hervorgehen. Eine ganz ähnliche Entwicklung finden wir auf der Grenze von Cystideen, Blastoideen und Crinoiden; auch hier finden wir Typen, welche Charaktere aller drei Classen in sich vereinigen, wie das namentlich bei den merkwürdigen, von H. Carpenter genau beschriebenen *Hybocystites* der Fall ist,[1]) und wir dürfen daraus den Schluss ziehen, dass auch Crinoiden und Blastoideen sich in anfangs gemeinsamer Stammlinie von den Cystideen abgezweigt haben.

Eine wesentliche Bekräftigung der Auffassung, dass die Crinoiden und Cystideen im innigsten Zusammenhange stehen, würde sich durch die Bestätigung der von Wachsmuth und Springer geäusserten Vermuthung ergeben, dass die sogenannten Hydrospiren auch bei vielen paläozoischen Crinoiden vorkommen.

Paläocrinoiden und Neocrinoiden.

Man unterscheidet jetzt in der Regel zwei Hauptabtheilungen der Crinoiden, deren Trennung und Feststellung auf Johannes Müller zurückgeht. Derselbe stellte, allerdings auf Merkmale in der Verbindung der Kelchtafeln hin, welche sich nicht als richtig und haltbar erwiesen haben, unter den Crinoiden zwei Hauptgruppen auf, von denen die eine, die der Tessellaten, alle paläozoischen Typen und die in der Kreideformation vorkommende Gattung *Marsupites* umfasste, während zu der zweiten, derjenigen der Articulaten, alle mesozoischen, tertiären und recenten Formen ausser *Marsupites* und *Saccocoma*[2]) gerechnet wurden.

Die Fassung dieser beiden grossen Ordnungen hat sich seither nur wenig geändert; *Uintacrinus* aus der oberen Kreide wurde den Tessellaten angereiht, später erklärten sich mehrere Autoren und namentlich P. de Loriol gegen die Einreihung von *Marsupites* und *Uintacrinus* bei den Tessellaten und brachten die beiden Gattungen zu den Articulaten, endlich trennten neuerdings Wachsmuth und Springer die Encrinen des Muschelkalkes von den jüngeren Typen und vereinigten sie mit den Tessellaten.

Ist somit die Abgrenzung beider Gruppen seit Johannes Müller nur wenig verändert worden, so hat dafür deren Begründung und Charakterisirung

---

[1]) H. Carpenter, On the relations of *Hybocrinus, Baerocrinus* and *Hybocystites*. Quart. Journ. Geol. Soc., 1882.

[2]) *Saccocoma* sollte eine selbstständige Ordnung der Costaten bilden (vergl. darüber unten).

wesentliche Verschiebung erfahren, und Hand in Hand damit sind auch andere Benennungen vorgeschlagen worden. Wie schon angedeutet, hatte Johannes Müller für die Kennzeichnung in erster Linie auf die Art der Verbindung der Kelchtafeln untereinander Gewicht gelegt, bei den Tessellaten sollten dieselben sämmtlich in unbeweglicher Nahtverbindung stehen, während bei den Articulaten, wie der Name es ausdrückt, auch Gelenke an bestimmten Stellen des Kelches auftreten sollten. Diese Merkmale sind durchaus nicht durchgreifend, man findet eine ganze Menge paläozoischer Crinoiden mit Gelenkverbindungen innerhalb des Kelches, und man musste entweder die Unterscheidung der beiden Gruppen in ihrer bisherigen Abgrenzung aufgeben oder dieselben neu begründen. Man hat den letzteren Weg gewählt und eine Reihe anderer Merkmale angeführt, und da die Gelenkverbindung nicht mehr den entscheidenden Charakter abgab, so wählte man auch neue Namen; die Tessellaten erhielten von Wachsmuth und Springer[1]) die Bezeichnung der Paläocrinoiden, die Articulaten wurden Stomatocrinoiden, wofür später Herb. Carpenter zweckmässiger Neocrinoiden vorschlug.

Man könnte die Frage erörtern, ob die Ersetzung der Müller'schen Namen durch neue nothwendig und nützlich war; ich wäre der Ansicht, dass dies in der That der Fall sei, wären nicht die beiden Abtheilungen selbst in früherer wie in jetziger Fassung unrichtig begrenzt und begründet, wie ich hier nachweisen zu können glaube. Schon die Bezeichnung der Paläocrinoiden und Neocrinoiden weist darauf hin, dass hier nicht natürliche Stammesgruppen geschieden, sondern quer durch die Entwicklungsreihen hindurch der Zeit nach ein Schnitt geführt wird, welcher die analogen und homotaxen Glieder verschiedener Stämme zusammenfasst. Allerdings liegt in dem Umstande, dass die Scheidungslinie zwischen beiden mit einer geologischen Grenze zusammenfällt, durchaus kein entscheidender Beweis für die Unnatürlichkeit dieser Gruppirung, wir finden hier nur einen ersten Hinweis, allein wir werden sehen, dass dieser erste Eindruck durch eine sorgsame Abwägung der morphologischen Eigenthümlichkeiten vollständig bestätigt wird.

Die Verhältnisse, um die es sich hier handelt, sind sehr verwickelter Natur, und noch vor Kurzem wäre es kaum möglich gewesen, mit voller Sicherheit die Scheidung in Paläocrinoiden und Neocrinoiden als eine unnatürliche zu bezeichnen; erst die letztere Zeit hat eine ausserordentliche Menge neuer und wichtiger Thatsachen kennen gelehrt, welche ganz neue Gesichtspunkte eröffnen. In erster Linie sind die zahlreichen Formen der gestielten

---

[1]) Wachsmuth und Springer haben neuerdings versucht, den Müller'schen Namen der *Articulata* auf eine rein paläozoische Gruppe mit beweglichen Tafeln zu übertragen, ein Vorgang, der nicht richtig genannt werden kann, da die Articulaten von Wachsmuth und Springer nicht eine einzige Gattung der Müller'schen Articulaten umfassen.

Crinoiden der jetzigen Meere durch die glänzende Monographie von Herbert Carpenter näher bekannt geworden;[1]) Wachsmuth und Springer haben ihre ausgezeichneten Untersuchungen über die paläozoischen Crinoiden veröffentlicht und in denselben eine wahrhaft überwältigende Menge merkwürdiger und feiner Beobachtungen mitgetheilt, so dass unsere Kenntniss dieser merkwürdigen Thiere in ungeahnter Weise erweitert worden ist.[2]) Endlich sind in jüngster Zeit einige neue Daten über die so überaus selten sichtbaren Kelchdecken mesozoischer Crinoiden bekannt geworden, und an der Hand dieser wesentlich erweiterten Kenntniss der Thatsachen können wir auch über die Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Gruppen ein bestimmteres Urtheil abgeben.

Allerdings kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Mehrzahl der paläozoischen Crinoiden von den meisten jüngeren Vertretern der Classe in einigen wichtigen Merkmalen abweicht, und müsste man die Gesammtheit der ersteren als eine eng zusammengehörige Gruppe betrachten, so liesse sich allenfalls auch die Trennung von den Neocrinoiden rechtfertigen, wenigstens als provisorische Eintheilung bis zur näheren Erforschung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse. Jedenfalls aber ist in erster Linie die Ansicht in keiner Weise gerechtfertigt, dass beide Gruppen sich in ihrem geologischen Vorkommen gegenseitig ausschliessen, dass die eine auf die paläozoische, die andere auf die jüngere Zeit beschränkt sei. Diese Anschauung stellt ein verspätetes Ueberbleibsel aus einer früheren Entwicklungsperiode unserer Wissenschaft dar, und hat nicht nur durch falsche theoretische Folgerungen, zu denen sie geführt hat, sondern in noch höherem Grade dadurch geschadet, dass sie lange Zeit hindurch eine rationelle Untersuchung über die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der geologisch aufeinanderfolgenden Crinoidentypen gehindert hat.

Man hat eine grosse Anzahl mehr oder weniger wichtiger Unterschiede zwischen Palaeocrinoiden und Neocrinoiden angeführt, und in der That weichen gewisse Gattungen, z. B. ein *Actinocrinus* einerseits und ein *Pentacrinus* andererseits, so überaus weit voneinander ab, dass man sie unbedingt als Vertreter verschiedener Ordnungen betrachten muss, ja man kann sogar ohne Bedenken zugeben, dass dies für die Mehrzahl der beiderseitigen Formen gilt; allein auf der andern Seite ist es ebenso gewiss, dass kein einziges unter all' den ange-

---

[1]) H. Carpenter, Report on the Crinoidea collected during the voyage of H. M. S. Challenger. Stalked Crinoidea. Challenger-Berichte, Zoologie, Bd. XI. (Weiterhin citirt als: Carpenter, Challenger-Bericht.)

[2]) Wachsmuth und Springer, Revision of the Palaeocrinoidea. Proceedings of the American Academy of Natural Science, Philadelphia 1879, pag. 226; 1881, pag. 177; 1885, pag. 225; 1886, pag. 64. — Vergl. dazu auch die trefflichen Referate von Benecke im Neuen Jahrbuch für Mineralogie etc., 1881, Bd. I, S. —296—; 1882, Bd. II, S. —422—; 1883, Bd. I, S. —129—; 1887, Bd. I, S. —356—.

gebenen Trennungsmerkmalen ein wirklich durchgreifendes ist, dass eine Anzahl von Uebergangstypen existirt, und dass manche paläozoische Sippen Merkmale von Neocrinoiden zeigen, so dass Niemand das leiseste Bedenken gehegt hätte, sie den letzteren zuzuzählen, wenn sie in mesozoischen Schichten gefunden worden wären. Diese Verhältnisse haben denn auch eine Reihe von Kennern bewogen, die Grenzen beider Abtheilungen als durchaus nicht fest gegeben zu betrachten und die Uebergänge zwischen denselben hervorzuheben, wie das durch Loriol, Wachsmuth, Zittel und namentlich durch Carpenter geschehen ist.

Immerhin würde das Vorhandensein von Uebergängen für sich allein noch keinen entscheidenden Grund dafür bilden, die Unterscheidung der beiden Ordnungen im bisherigen Sinne aufzugeben. Von grösserem Gewichte ist, dass unter den paläozoischen Crinoiden sich mehrere wohlbegründete Ordnungen voneinander abheben, welche untereinander grössere und beständigere Verschiedenheiten zeigen, als diejenigen zwischen den Neocrinoiden und gewissen paläozoischen Gruppen sind. Es ist das Verdienst der grossen Arbeiten von Wachsmuth und Springer, die paläozoischen Crinoiden in wenige grosse Gruppen gegliedert zu haben,[1]) die jedenfalls im Grossen und Ganzen als naturgemäss begründet angesehen werden dürfen, wenn sie auch in Abgrenzung und Charakterisirung manche Aenderungen im Einzelnen erleiden müssen. Erst seitdem der Ueberblick auf diese Weise erleichtert ist, können wir uns von den wahren Beziehungen Rechenschaft geben.

In erster Linie müssen wir die Merkmale ins Auge fassen, welche in der Regel als unterscheidend zwischen Paläocrinoiden und Neocrinoiden angegeben werden, und deren Bedeutung prüfen. Was den Gesammtumriss anlangt, sind die Paläocrinoiden in der Regel aus höheren und dünneren Kelchtafeln zusammengesetzt, welche einen grösseren Körperhohlraum umschliessen, und der Kelch ist verhältnissmässig gross im Vergleiche zu den Armen, während bei den Neocrinoiden die niederen und dicken Tafeln einen geringen Hohlraum einschliessen und die Arme im Vergleich zum Kelche sehr entwickelt sind. Ich glaube nicht, dass auf diese Unterschiede jemals grosser Werth gelegt worden ist, jedenfalls haben *Pisocrinus, Triacrinus* und eine Reihe anderer paläozoischer Gattungen kurze, dicke Tafeln und kleinen Körperhohlraum, während umgekehrt bei den jungen Gattungen *Marsupites,*[2]) *Hyocrinus, Plicatocrinus*

---

[1]) A. a. O.

[2]) Die in der oberen Kreide auftretende Gattung *Marsupites* und ebenso die noch öfter zu nennende Gattung *Uintacrinus* aus demselben Horizonte wurden ursprünglich zu den Paläocrinoiden gestellt; neuerdings haben sich Loriol und H. Carpenter entschieden gegen diese Auffassung erklärt und die beiden Sippen zu den Neocrinoiden gestellt. Immerhin könnte es unter diesen Umständen zweifelhaft erscheinen, ob es geeignet ist, diese Gattungen hier mit in Betracht zu ziehen; allein abgesehen davon, dass die Beziehungen zu den Neocrinoiden gewiss

und *Cotylederma* hohe, dünne Tafeln und grosser Hohlraum vorhanden ist. Noch weit grösser ist die Zahl der Ausnahmen, was die Proportionen zwischen Armen und Kelch anlangt, und es genügt, die Namen *Onychocrinus, Gissocrinus, Crotalocrinus, Rhipidocrinus, Cheirocrinus, Lophocrinus* unter den alten, oder *Marsupites, Eugeniacrinus, Phyllocrinus, Tetracrinus, Apiocrinus* unter den jungen Crinoiden zu nennen, um die vollständige Haltlosigkeit dieser Ansicht zu zeigen.

Nicht besser steht es mit einem andern Merkmale in der Entwicklung der Arme, welche bei den Neocrinoiden stets einzeilig angeordnet sein sollen; allein abgesehen davon, dass bei der Triasgattung *Encrinus* (im engeren Sinne) die Arme aus zwei wechselständigen Tafelreihen zusammengesetzt sind, und dass einzeilige Arme auch bei sehr zahlreichen paläozoischen Gattungen vorkommen, sind die Beziehungen zwischen Formen mit beiderlei Armtypus so überaus innige, dass diesem Kennzeichen kaum irgend welcher Werth für die Trennung beigelegt werden kann. Wir können dieses Verhältniss nicht besser darstellen als durch Mittheilung der eigenen Worte von Wachsmuth und Springer:[1] »Die Arme der Sphaeroidocriniden sind . . . entweder aus einer einfachen oder aus einer Doppelreihe von Stücken zusammengesetzt. Einzeilige Arme sind auf das Silur beschränkt, alle Gattungen des Devon und älteren Carbon haben zwei Reihen wechselständiger Stücke in den Armen. Bei den Cyathocriniden sind die Arme fast bis zum Ende des unteren Carbon einzeilig, aber in dem Kaskaskia-Kalk und in den Coal-Measures treten einige Arten mit zweizeiligen Armen auf, vermischt mit anderen, offenbar denselben Gattungen angehörigen Arten, deren Arme aus einer einzigen Reihe keilförmiger, wechselständiger Glieder bestehen. Beiderlei Entwicklungen verlaufen so vollständig ineinander, dass wir in manchen Fällen gezwungen waren, sie in eine Gattung zu vereinigen.« Das Auftreten einzeiliger Arme bei den Neocrinoiden kann geradezu als Rückkehr zu einem älteren und einfacheren Typus bezeichnet werden.

Unter den Merkmalen des dorsalen Kelches wird in der Regel die Beschaffenheit der Basis genannt, welche bei den Palaeocrinoiden sehr oft dicyklisch, bei Neocrinoiden meist monocyklisch ist; es genügt jedoch zu erwähnen, dass auch unter den paläozoischen Formen nur etwa die Hälfte einen inneren Basalkranz zeigt, dass dagegen unter den jüngeren Formen ein solcher bei *Encrinus* und *Dadocrinus* ganz deutlich vorhanden ist, und dass zu demselben bei *Marsupites* sogar noch eine centrale Platte hinzutritt. Kleine Infrabasalia sind auch

---

nahe sind, wird man sich auch überzeugen, dass in keinem Falle *Marsupites* und *Uintacrinus* allein als Belege angeführt sind.

[1]) A. a. O., 1881, S. 196. — Wachsmuth und Springer zertheilen die ganze Formenmenge der Paläocrinoiden in die drei Ordnungen der Sphäroidocriniden *(Camerata)*, Ichthyocriniden *(Articulata)* und Cyathocriniden *(Inadunata)*.

bei manchen Pentacrinen *(Extracrinus)* vorhanden, sie sind neuerdings von Loriol[1]) auch bei einzelnen Arten der Gattung *Millericrinus* nachgewiesen worden, und Wachsmuth und Springer[2]) vermuthen mit guten Gründen deren wenigstens zeitweilige Anwesenheit auch bei *Apiocrinus*.

Grosser Werth wurde, wie schon erwähnt, in früherer Zeit auf die Art und Weise der Verbindung zwischen den einzelnen Kelchtafeln gelegt, ja die Unterscheidung von Tessellaten (Palaeocrinoiden) und Articulaten (Neocrinoiden) beruht in erster Linie auf diesem Merkmale; bei den ersteren sollten alle Kelchtafeln in fester und unbeweglicher Nahtverbindung stehen, während bei den letzteren auch Gelenke zwischen übereinanderfolgenden Stücken des Kelches auftreten. Allein auch bei einer Menge von Paläocrinoiden, bei den Cyathocrinen, Poteriocrinen und ihren Verwandten sehen wir dieselbe Erscheinung, ja bei den geologisch alten Ichthyocrinoiden ist diese Eigenthümlichkeit sogar noch in weit höherem Grade entwickelt als bei den jungen Crinoiden.

Von all' den bisher besprochenen angeblichen Unterschieden zwischen Palaeocrinoiden und Neocrinoiden ist keiner auch nur von einiger Bedeutung. Erheblich wichtiger ist eine andere Abweichung im Baue des Kelches; bei der grossen Mehrzahl der paläozoischen Crinoiden nehmen interradiale Tafeln am Aufbaue des dorsalen Kelches Antheil, und namentlich treten sehr häufig an Zahl oder Grösse und Form hervorragende Tafeln oder auch nur eine solche in dem analen (dem After auf der Oberseite entsprechenden) Interradius auf. Dadurch wird die streng fünfstrahlige Anordnung des Kelches stark gestört, während sie bei den geologisch jungen Formen streng eingehalten erscheint; es ist das jedenfalls ein Merkmal von grosser Wichtigkeit, allein auch hier ist der Unterschied kein durchgreifender. Bei einer ganzen Reihe paläozoischer Gattungen, wie *Cupressocrinus, Coccocrinus, Symbathocrinus, Phimocrinus, Lageniocrinus, Codiacrinus, Lecythiocrinus,*[3]) *Erisocrinus, Stemmatocrinus,* ist keine Spur von interradialen Tafeln im Kelche vorhanden und dieser so streng fünfstrahlig als irgend möglich; auch konnten Interradialia im Kelche mehrerer Neocrinoiden, bei *Uintacrinus* und *Apiocrinus* beobachtet werden, allein diese treten in allen Interradien gleichmässig auf, und so konnte bis vor Kurzem immerhin als eine ausnahmslose Regel gelten, dass alle nachpaläozoischen Crinoiden im Baue des dorsalen Kelches streng fünfstrahlig sind. Allein auch dieses Merkmal kann heute nicht mehr als ein durchgreifendes bezeichnet werden, denn ein höchst merkwürdiger kleiner Crinoide, *Thaumatocrinus,* welcher von der Challenger-Expedition im südlichen Theile des Stillen Oceans unter

[1]) P. de Loriol in Paléontologie française, terrains jurassiques, Crinoides, pag. 553, 556, Taf. 110, 116.

[2]) Wachsmuth und Springer a. a. O., 1886, S. 218.

[3]) *Lecythiocrinus* White, nicht zu verwechseln mit *Lecythocrinus* Schultze.

50° südl. Br. und 123° östl. L. von Greenwich erbeutet worden ist, weist, wie H. Carpenter gezeigt hat, einen deutlich entwickelten analen Interradius auf.[1])

Noch weniger Werth für die Unterscheidung der beiden Abtheilungen hat der Verlauf der eigenthümlichen Fasercanäle, welche von dem »gekammerten Organe«, dem sogenannten Herzen der Crinoiden ausgehen. Bei allen Neocrinoiden, welche bisher in dieser Beziehung näher untersucht worden sind, gehen von dem gekammerten Organe eigenthümliche Faserzüge aus, welche alle Radial- und Armglieder in geschlossenen Canälen durchziehen. Beyrich beobachtete sie zuerst bei *Encrinus* und *Apiocrinus*,[2]) später fand man sie auch bei verschiedenen anderen Gattungen, bei *Rhizocrinus, Pentacrinus* und *Antedon*, und es wurde angenommen, dass man es mit einer auf die Neocrinoiden beschränkten Entwicklung zu thun habe; allein, wie Loriol hervorhebt, kommen solche Canäle auch bei manchen paläozoischen Gattungen vor, und wo dieselben fehlen, lassen sich an der Innenseite der Kelchtafeln offene Rinnen für die Faserzüge beobachten.[3]) Zur Annahme, dass diese irgend einem Crinoiden gefehlt haben, ist keinerlei Anlass vorhanden.

Es bleibt uns nur mehr ein Charakter zu besprechen, welchem ohne allen Zweifel weitaus die grösste Bedeutung unter allen hier in Betracht kommenden eigen ist, die Beschaffenheit der Kelchdecke, und diesem Gegenstande müssen wir eingehende Betrachtung zuwenden.[4]) Der Unterschied, welcher in dieser Richtung zwischen Paläocrinoiden und Neocrinoiden herrscht, wird in der Regel dahin zusammengefasst, dass bei letzteren Mund und Ambulacra offen auf der Kelchoberfläche liegen, während sie sich bei den ersteren unter einer festen Decke von Kalktäfelchen (»subtegminal«) befinden.

Wäre damit überhaupt die ganze Frage erschöpft, so bedürfte deren Lösung nur wenig Mühe; wenn man bei dieser Gelegenheit von Neocrinoiden spricht, oder richtiger gesagt sprach, so war das durchaus nicht richtig. Man kannte die Kelchdecken der lebenden Arten und diejenigen einer grossen Zahl paläozoischer Formen; von den mesozoischen und tertiären Crinoiden wusste man so viel wie nichts, man schloss nur aus ihrer Verwandtschaft mit den lebenden Gattungen, dass auch bei ihnen Mund und Ambulacra oberflächlich liegen. In der Zwischenzeit wies nun P. de Loriol bei einem jurassischen *Apiocrinus* das Vorhandensein einer allerdings nicht ganz festen, aber vollständig mit Kalkstücken getäfelten, ziemlich hochgewölbten Kelchdecke nach, welche keine Am-

---

[1]) H. Carpenter, Challenger-Bericht, S. 370, Taf. LVI.

[2]) Beyrich, Ueber die Crinoiden des Muschelkalkes. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1857.

[3]) P. de Loriol, Paléontologie française, terrains jurassiques, Crinoides, vol. I, pag. 43.

[4]) Für die Auseinandersetzungen über die Kelchdecke vergl. namentlich Zittel, Paläontologie, sowie die oft genannten Werke von H. Carpenter und Wachsmuth und Springer.

bulacralfurchen auf der Oberfläche zeigt.[1]) Bei einem *Encrinus*[2]) aus dem Muschelkalk wies Wagner ebenfalls eine stark gewölbte Kelchdecke nach, wobei allerdings die Lage von Mund und Ambulacralfurchen nicht genau festgestellt werden konnte, die aber jedenfalls den entsprechenden Theilen bei den Poteriocriniden ähnlich gewesen zu sein scheint. Ferner erinnerten Beyrich und A. v. Koenen[3]) an eine vor mehr als einem halben Jahrhunderte von Buckland veröffentlichte Abbildung von *Pentacrinus Briareus* aus dem englischen Lias, welche eine konisch geformte Kelchdecke zeigt mit einem etwas rüsselförmigen Vorsprunge am oberen Ende, welche nach der Zeichnung eine Oeffnung, den After zu tragen scheint; nach der ganzen Darstellungsweise scheinen Mund und Ambulacra auch hier subtegminal gewesen zu sein.[4]) Nach den wenigen positiven Daten, die uns über die Kelchdecken der mesozoischen Crinoiden vorliegen, schliessen sich dieselben enger an die paläozoischen als an die modernen Typen an, was allerdings natürlich in keiner Weise ausschliesst, dass gleichzeitig auch Formen mit offenem Munde und Ambulacralrinnen lebten. Berücksichtigen wir ferner, dass von einer grossen Zahl paläozoischer Crinoiden die Decke noch unbekannt ist, dass ferner die subtegminale Lage des Mundes und der Ambulacralfurchen wenigstens bei den paläozoischen Gattungen *Cupressocrinus* und *Coccocrinus* sehr unwahrscheinlich ist, so ist damit wenigstens erwiesen, dass auch in den genannten Merkmalen keinerlei durchgreifender Unterschied zwischen Palaeocrinoiden und Neocrinoiden vorhanden ist.

Wir sind also vorläufig wenigstens zu einem gewissen Resultate gelangt, wir haben gesehen, dass kein einziger Charakter eine scharfe Trennung zwischen Palaeocrinoiden und Neocrinoiden gestattet, und dies spricht gewiss nicht für die Anschauung, dass die genannten Gruppen natürlich begründet seien. Allein ein solches negatives Ergebniss kann uns nicht genügen; soll die früher ausgesprochene Ansicht, dass die Eintheilung in Palaeocrinoiden und

---

[1]) Bei *Apiocrinus Royssianus.* — P. de Loriol, Note sur quelques Echinodermes fossiles des environs de La Rochelle. Annales de la Société d'histoire naturelle de La Rochelle, 1887, vol. XXIII.

[2]) Bei *Encrinus (Dadocrinus) Wagneri* aus dem Wellenkalke von Jena. — R. Wagner, Ueber *Encrinus Wagneri* aus dem unteren Muschelkalke von Jena. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1887, S. 822. — Vergl. ferner: A. v. Koenen, Beitrag zur Kenntniss der Crinoiden des Muschelkalkes. Abhandlungen der königl. Gesellschaft der Wissenschaften in Göttingen, 1887, S. 9. — A. v. Koenen, Ueber Muschelkalkencriniten. Neues Jahrbuch, 1887, Bd. II, S. 86. — Gürich, Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1887, S. 498. — Wachsmuth und Springer, Revision, 1885, S. 263.

[3]) Neues Jahrbuch, 1887, Bd. II, S. 82.

[4]) W. Buckland, Geology and Mineralogy considered with reference to natural Theology. Bridgewater Treatises on the Power, Wisdom and Goodness of God as manifested in the creation. Treatise. VI, vol. II, Taf. 51, Fig. 2.

Neocrinoiden unhaltbar sei, als erwiesen gelten, so muss gezeigt werden, dass die mesozoischen und jüngeren Crinoiden mit bestimmten paläozoischen Formen nahe verwandt sind und zwar näher als diese letzteren mit anderen paläozoischen Gruppen. Zu diesem Zwecke müssen wir uns nun eingehender mit der Beschaffenheit der Kelchdecke befassen. Allerdings ist die Verfolgung dieser Fragen eine sehr schwierige, da trotz aller Fortschritte in der Kenntniss der Kelchdecken unser Wissen in dieser Richtung noch sehr beschränkt ist; die Ansichten, welche in dieser Richtung ausgesprochen worden sind, weichen sehr bedeutend voneinander ab, und wir werden uns keiner derselben vollständig anschliessen können.

Wir betrachten zuerst die Kelchdecken der recenten Crinoiden;[1]) wie oben angeführt wurde, können wir unter denselben zwei Haupttypen unterscheiden. Bei den einen ist die Decke weich und häutig, in der Regel mit einer grossen Menge eingelagerter Kalkstückchen, und die Ambulacralfurchen jederseits von einer Reihe von Saumplättchen eingefasst, welche sich über der Furche zusammenschliessen können. Bei dem zweiten Typus finden wir fünf grosse Oraltafeln von interradialer Stellung um den freiliegenden Mund gestellt, die Ambulacra liegen frei zwischen den Oralstücken, welche vom Rande des Kelches meist durch eine grössere Zahl unregelmässig gelagerter kleiner Kalkstücke getrennt sind. Diese beiden Typen scheinen weit voneinander verschieden; allein die Formen mit weicher Decke führen in der Jugend mächtige Oraltafeln auf der Oberseite, welche später resorbirt werden, und so dürfen wir bei der nahen Verwandtschaft der jüngeren Crinoiden untereinander (etwa mit Ausnahme von *Uintacrinus* und *Marsupites*) eine Form mit fünf grossen Oralien als den gemeinsamen Grundtypus betrachten, den wir in erster Linie mit den paläozoischen Vorkommnissen vergleichen müssen.

Sehr viel grösser ist die Mannigfaltigkeit in der Bildung der Kelchdecke bei den paläozoischen Crinoiden, und die Verschiedenheit ist hier eine so ausserordentlich grosse, dass es nicht möglich ist, auf alle die einzelnen Entwicklungsarten einzugehen; wir müssen uns darauf beschränken, die verbreitetsten und wichtigsten Typen hervorzuheben, welche gleichzeitig für den Vergleich mit den jüngeren Formen am wichtigsten sind. Wachsmuth und Springer haben auf die grosse Bedeutung einiger solcher Ausbildungsarten für die grossen Hauptabtheilungen der paläozoischen Crinoiden hingewiesen und diese letzteren anfangs geradezu durch die Beschaffenheit der Kelchdecke charakterisirt; später sind diese Forscher allerdings von dieser Auffassung zurückgekommen und legen, wie wir später sehen werden, jetzt das Hauptgewicht auf die Zusammensetzung des Kelches. Allein das ändert nichts an der Thatsache, dass wenig-

[1]) Für die Verhältnisse der Kelchdecke vergl. namentlich: Zittel, Paläontologie. — Wachsmuth und Springer, Revision. — H. Carpenter, Challenger-Bericht.

stens im Grossen und Ganzen die Ausbildung der Kelchdecke bei den Hauptgruppen eine ziemlich beständige ist, wenn sich auch manche fremdartige Formen hier und dort anschliessen.

Den ersten Typus finden wir bei den Ichthyocrinaceen von Wachsmuth und Springer (*Articulata* W. et S., non Müller), bei welchen allerdings die Decke nur sehr selten erhalten ist; wo dieselbe beobachtet werden konnte, besteht sie aus einer grossen Menge kleiner Kalkplättchen, sie war offenbar nicht vollständig starr, sondern etwas beweglich, sie bedeckte Mund und Ambulacralfurchen und trug eine kleine Röhre für den After. Diese Ausbildung erinnert allerdings in mancher Beziehung an die geologisch jungen Formen und namentlich an die mesozoischen *Apiocrinus* und *Pentacrinus;* trotzdem ist ein unmittelbarer Zusammenhang beider nicht wahrscheinlich, da der Bau des Kelches und der Arme bei diesen Ichthyocrinaceen von denjenigen der jungen Crinoiden zu wesentlich abweicht und ausserdem ein Stadium mit fünf grossen Oraltafeln bei den Stammformen dieser letzteren vorausgesetzt werden muss.

Der zweite Typus tritt bei den Sphäroidocrinaceen *(Camerata)* von Wachsmuth und Springer auf; hier bestehen Kelch und Decke aus einer bedeutenden Anzahl fest und unbeweglich aneinander gefügter Tafeln. Die Grenze zwischen dem dorsalen und ventralen Theile ist oft nicht scharf ausgesprochen; auf der Oberfläche befindet sich mehr oder weniger excentrisch eine Oeffnung für den After, welche entweder in der Fläche der Decke liegt oder auf der Spitze einer unbeweglichen getäfelten Kalkröhre, der Proboscis, Analröhre oder Afterröhre, welche keine Poren zeigt, sondern nur an ihrer Spitze eine Oeffnung führt. Mund und Ambulacra liegen in der bekannten Weise subtegminal, unter der Decke, und befinden sich hier häufig in geschlossenen Röhren, welche wie Tunnels unter der meist hochgewölbten Decke sich hinziehen (Actinocriniden), bei anderen sieht man dem Verlaufe derselben entsprechend deutliche Eindrücke auf der Innenseite der Decke. Von der Entwicklung bei den Ichthyocrinaceen unterscheidet sich diese in erster Linie durch das ausserordentlich kräftige Gefüge der Decke, durch die bedeutendere Grösse und Stärke ihrer Tafeln, namentlich aber dadurch, dass die letzteren nicht ganz regellos angeordnet sind. Bei Formen mit sehr zahlreichen Tafeln und mit überaus starker Entwicklung der Afterröhre und der mit ihr zusammenhängenden Theile wird es allerdings oft sehr schwierig, die Gesetzmässigkeit des Baues herauszufinden; dagegen tritt dieselbe bei den einfacheren Vorkommnissen deutlich hervor, und indem man sich von diesen aus allmälig zu verwickelteren Typen wendet, gelingt es mit vieler Mühe und Uebung, dieselben Grundzüge der Anordnung auch bei diesen nachzuweisen.

Bei einfachster und normalster Entwicklung finden wir in der Mitte des Deckgewölbes, und wie nähere Untersuchung ergeben hat, gerade über dem

Munde eine meist schon durch ihre Grösse ausgezeichnete Tafel, die Centraltafel, welche gleichzeitig den Mittelpunkt bildet, um welchen sich die übrigen Tafeln gruppiren. Es schliessen sich zunächst sechs Platten an, von welchen vier grössere in den vier paarigen Interradien gelegen sind, während die beiden kleinen dem fünften, unpaarigen, analen Interradius angehören; sie liegen aber oft nicht genau in der Richtung dieses letzteren, sondern sind voneinander getrennt und auseinander gerissen, indem das den After umgebende Tafelsystem sich mit seinem proximalen Theile zwischen sie einschiebt (Fig. 126). Wir bezeichnen die sechs Tafeln der Sphäroidocrinaceen, welche sich um die Centralplatte lagern, als die ventralen Proximaltafeln.

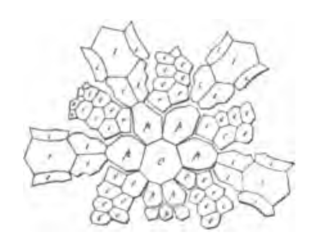


Fig. 126. Schematische Zeichnung der Kelchdecke von *Platycrinus Halli* aus amerikanischem Kohlenkalke, nach Wachsmuth und Springer. *o* Centralplatte, *p* Proximaltafeln, *x* Analtafel, *e* und *i* radiale und interradiale Gewölbtafeln.

Eine genaue Schilderung der Einzelheiten der Decke bei eintretender Complication würde uns zu weit führen; zunächst werden die zwei kleinen Proximaltafeln von den anstossenden grossen und von der Centraltafel getrennt, radial gelegene Platten schieben sich auch zwischen die grossen Proximaltafeln ein, und gegen aussen, gegen den Kelchrand zu, schiebt sich eine oft überaus reich gegliederte Menge von Tafeln ein.

Offenbar kann diese Anordnung mit derjenigen bei den geologisch jungen Crinoiden in keiner Weise verglichen werden; ein Zusammenhang zwischen beiden kann wenigstens unmittelbar nicht stattgefunden haben, wir können kein Element der beiderseitigen Kelchdecken in irgend welche Parallele bringen.

Einen dritten Typus finden wir vorwiegend bei der Abtheilung der Cyathocrinaceen (*Inadunata* z. Th.) von Wachsmuth und Springer, er tritt aber auch bei einzelnen anderen Formen auf. Das wesentliche Merkmal dieser Entwicklung besteht darin, dass um den Mund in interradialer Stellung fünf grosse Kalkstücke lagern, die allerdings sowohl in ihrer Beziehung zu Mund und Ambulacren, wie zum Kelchrande, wesentliche Verschiedenheiten aufzuweisen haben, auf welche wir später zurückkommen werden. Hier haben wir also Stücke, welche in Form und Lage wenigstens auf den ersten Blick durchaus den Oraltafeln geologisch junger Formen, wie *Hyocrinus, Thaumatocrinus, Holopus* oder der Larvenentwicklung von *Antedon* zu entsprechen scheinen, und in der That hat namentlich Zittel (a. a. O.) die beiderlei Gebilde für homolog erklärt und demgemäss auch die fünf Platten in der Cyathocrinaceendecke als Oralia bezeichnet. Anfangs schlossen sich auch Wachsmuth und Springer, sowie H. Carpenter dieser Ansicht an, in neuerer Zeit aber haben sie dieselbe wieder verlassen. Wachsmuth und Springer erklären die fünf um den Mund stehenden Tafeln bei allen paläozoischen Crinoiden als etwas von

den Oralstücken durchaus Verschiedenes, während H. Carpenter der Ansicht ist, dass sie bei einem Theile der paläozoischen Formen Oralstücke seien, bei anderen nicht. Wir müssen all' diese Anschauungen in ihren Enzelheiten prüfen, allein schon auf den ersten Blick stellen sich die Auffassungen, welche von der Deutung als Oraltafeln abweichen, als wenig naturgemäss dar. Wir finden bei den geologisch jungen Formen ein System von fünf Platten im ausgewachsenen oder im Larvenzustande als weitaus wichtigstes Element der Kelchdecke, und in Folge dessen, namentlich in Folge der individuellen Entwicklung werden wir zu dem Schlusse geführt, dass die Stammformen dieser jungen Crinoiden ebenfalls hoch entwickelte Oraltafeln in der Fünfzahl besessen haben müssen. Es gelingt nun, wie wir später sehen werden, von den Neocrinoiden nach den Merkmalen des Kelches und der Arme eine Verbindung zu den Paläocrinoiden herzustellen; von dem triadischen *Encrinus* führen uns *Stemmatocrinus* und *Erisocrinus* zu *Poteriocrinus,* der seinerseits wieder mit *Cyathocrinus* in innigster Verbindung steht; *Cyathocrinus* hat nun die fünf den Mund umgebenden Tafeln, welche wir theoretisch bei der Vorfahrenform vorausgesetzt haben, wir finden also eine geradezu überraschend glänzende Bestätigung des Zusammenhanges zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung, und nun sollen die den Mund umgebenden Stücke von *Cyathocrinus* denen bei den jungen Crinoiden nicht homolog sein, es sollen rein zufällig äusserlich vollständig übereinstimmende, aber morphologisch ganz abweichende, einem ganz andern Systeme der Körperbedeckung angehörige Tafeln an dieser Stelle stehen. Es ist schwer, sich einen höheren Grad innerer Unwahrscheinlichkeit für eine morphologische Deutung vorzustellen.[1])



Fig. 127. Kelchdecke von *Coccocrinus rosaceus* aus dem mittleren Devon der Eifel. Vergrössert, nach L. Schultze.

Wenn wir näher auf die Prüfung dieser Ansicht eingehen wollen, so müssen wir uns vor Allem mit den einzelnen Entwicklungsarten der mit fünf interradialen Tafeln versehenen Decke bekannt machen. Bei *Coccocrinus* (Fig. 127) finden wir fünf Platten, welche sich in der Mitte und längs den Ambulacralrinnen nicht berühren, welche also vollständig genau in demselben Verhältnisse zueinander stehen wie die Oraltafeln bei *Hyocrinus* oder *Holopus;* die Rinnen sind nach oben offen, nie ist eine Spur einer Täfelung gefunden worden, welche Mund und Ambulacralfurchen hätte schliessen sollen, ja nach der Gestalt der fünf Stücke mit ihren wulstig-höckerigen Seitenrändern ist das Vorhandensein einer solchen Decke kaum denkbar. *Coccocrinus* ist eine der überaus wenigen Gattungen paläozoischer Crinoiden, bei welchen

[1]) Das gilt zunächst für die Auffassung von Wachsmuth und Springer; allein auch diejenige von H. Carpenter, welcher bei *Cyathocrinus* und Verwandten keine Oralia anerkennt, kann nicht als wahrscheinlich bezeichnet werden.

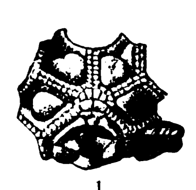
aller Wahrscheinlichkeit nach Mund und Ambulacra nicht subtegminal lagen. Von den Seiten des dorsalen Kelches, respective den diese bildenden Radialien sind die fünf grossen Scheiteltafeln durch einige wenige interradial gelegene Tafeln geschieden, welche als Interradialia bezeichnet werden, aber wohl am besten mit den Kalkstücken verglichen werden, welche bei *Hyocrinus* und *Thaumatocrinus* an derselben Stelle auftreten.

Eine zweite Ausbildungsweise finden wir bei *Haplocrinus;* hier sind ebenfalls fünf grosse interradial gelegene Kalkstücke vorhanden, welche sich ohne Zwischenlagerung von anderen Stücken an die Seitenwand des Kelches anschliessen. Seitlich berühren sich diese Stücke, und in der Mitte, dem Munde entsprechend, ist die Kelchdecke durch eine kleine Centralplatte vollständig geschlossen, so dass ausser der Afteröffnung und den Lücken an den Ansatzstellen der Arme keine weitere Verbindung des Kelchinnern gegen aussen vorhanden ist. Mund und Ambulacra müssen also hier subtegminal gewesen sein, obwohl auf der Aussenseite über den Nähten der fünf Tafeln tiefe Furchen sind, welche ganz Ambulacralfurchen gleichen und auch für solche gehalten worden sind, bis durch Wachsmuth und Springer und H. Carpenter der wahre Sachverhalt klargestellt wurde (Fig. 128).

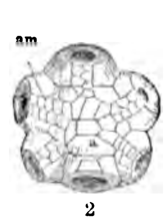


Fig. 128. Kelchdecke von *Haplocrinus mespiliformis* aus dem rheinischen Mitteldevon, nach Wachsmuth und Springer.

Während diese beiden Entwicklungsarten der Kelchdecke nur sehr vereinzelt auftreten, findet sich eine dritte sehr verbreitet bei *Cyathocrinus* und seinen näheren Verwandten (Fig. 129). Fünf grosse Tafeln stossen wie bei *Haplocrinus* an die Seitenwand des dorsalen Kelches, und zwar an die hier befindlichen Radialia; diese Tafeln hängen seitlich vollständig zusammen, in der Mitte lassen sie eine grosse Oeffnung für den Mund frei, die Ambulacra verliefen über den Tafeln in tief eingesenkten Furchen vom Munde zur Basis der Arme. Gegen oben waren diese Furchen durch zwei Reihen wechselständiger Plättchen geschlossen, und diese Täfelung breitet sich auch über den Mund. Ueber dem grossen, nach rückwärts gelegenen After erhebt sich der sogenannte Ventralsack, eine grosse getäfelte Aussackung, deren Platten von Poren durchsetzt sind und welche, wie angenommen wird, seitlich den After trägt.



1



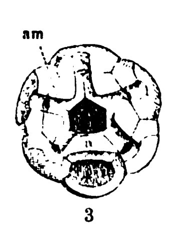


Fig. 129. 1. Kelchdecke von *Euspirocrinus spiralis* aus gotländischem Obersilur, nach Angelin. 2. Kelchdecke von *Cyathocrinus malvaceus* aus amerikanischem Kohlenkalke. 3. Dieselbe, nach Entfernung der Deckplättchen, nach Meek und Worthen. *a* Analtafel, *am* Ambulacra.

Ehe wir weiter gehen, müssen wir in erster Linie das Verhältniss dieser Gebilde zueinander und zu den Kelchdecken anderer paläozoischer Crinoiden, oder wenigstens zu denjenigen der Sphäroidocrinaceen ins Auge fassen. Wir vergleichen in erster Linie das Verhältniss von *Haplocrinus* zu den Sphäroidocrinaceen; hier finden wir in erster Linie eine Annäherung darin, dass *Haplocrinus* gleich den letzteren im Centrum der Kelchdecke eine centrale Platte führt. Allein noch weiter zeigen sich sehr wichtige Beziehungen; wie oben erwähnt wurde, sind die beständigsten und eigentlich normalen Elemente der Sphäroidocrinaceendecke ausser der centralen Platte sechs Tafeln, von denen vier grössere den vier unpaarigen Interradien, zwei kleinere, oft durch den After voneinander getrennt, dem Analinterradius entsprechen. Betrachten wir nun den Scheitel von *Symbathocrinus* (Fig. 130), einer Gattung, welche mit *Haplocrinus* aufs Allerinnigste verwandt ist, so finden wir genau die Centralplatte und die sechs Proximaltafeln der Sphäroidocrinoiden wieder, und die zwei kleineren Proximaltafeln sind durch eine kleine Platte des analen Systems voneinander getrennt.[1])

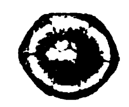


Fig. 130. Kelchdecke von *Symbathocrinus Worthoni* aus amerikanischem Kohlenkalke, nach Wachsmuth und Springer.

Wir wenden uns zum Vergleiche der Kelchdecke bei *Cyathocrinus* und den Sphäroidocrinaceen und sehen dabei von den Deckplättchen der Cyathocriniden vorläufig ab; wir haben also zunächst die fünf grossen, den Mund umgebenden Tafeln einerseits und die Centraltafel und die sechs Proximaltafeln der Sphäroidocrinaceen andererseits. Auch hier treten uns sehr wichtige Zwischenglieder entgegen; vor Allem ist hervorzuheben, dass die fünf den Mund umgebenden Platten nicht bei allen Cyathocrinen auftreten, und gerade bei einer der älteren Formen, bei *Cyathocrinus alutaceus* aus dem oberen Silur von Gotland, finden wir eine abweichende Bildung. Angelin bildet die Decke von zwei Exemplaren dieser Art ab, beide allerdings nicht ganz unverletzt;[2]) das eine ist gerade an der entscheidenden Stelle beschädigt (Fig. 10), bei dem andern (Fig. 11) sind wenigstens eine centrale Platte und die dieselbe umgebenden vier grösseren Proximalplatten, den vier unpaarigen Interradien entsprechend, zu erkennen; ob auch die zwei kleineren Proximalplatten wie bei Sphäroidocrinaceen vorhanden sind, lässt sich nicht bestimmt angeben, da der Hinterrand der Centralplatte beschädigt ist. Auf der rechten Seite ist in der That eine Platte vorhanden, welche in Lage und Form ganz einer der kleinen Proximaltafeln entspricht, und es ist wohl sehr wahrscheinlich, dass das entsprechende Stück auf der linken Seite nicht gefehlt haben wird.

Man wird allerdings auf Grund dieses Verhaltens der Kelchdecke *Cyathocrinus alutaceus* mit vollem Rechte zum Typus einer neuen Gattung machen

[1]) Wachsmuth und Springer, Revision, 1885, Taf. IV, Fig. 9.

[2]) Angelin, Iconographia Crinoideorum in stratis Sueciae siluricis fossilium; ed. Lindström et Lovén, Taf. XXIII, Fig. 10, 11.

müssen; das ändert aber durchaus nichts an der Thatsache, dass hier eine Form, die in allem Andern ein typischer *Cyathocrinus* ist, sich in der Bildung der Kelchdecke den Sphäroidocrinaceen anschliesst. Wir haben darin einen vollgiltigen Beweis dafür, dass die fünf den Mund umgebenden Tafeln der gewöhnlichen Cyathocrinen den sechs Proximaltafeln der Sphäroidocrinaceen entsprechen.

Diese Thatsache ist von grosser Tragweite; in erster Linie sehen wir, dass die Lage der Ambulacra zu den Tafeln von keinerlei ausschlaggebender Bedeutung ist, indem dieselben bei den Sphäroidocriniden unter der Decke, bei *Cyathocrinus* über den fünf den Mund umgebenden Tafeln verlaufen. Ein zweites Resultat, das allerdings von vorneherein schon als im höchsten Grade wahrscheinlich bezeichnet werden konnte, dessen Sicherstellung aber jedenfalls nothwendig war, besteht in dem sich nun von selbst ergebenden Nachweise, dass die den Mund umgebenden Tafeln von *Cyathocrinus* einerseits, von *Haplocrinus* andererseits homolog sind, und damit ist auch jeder Zweifel beseitigt, dass auch die gleichgelagerten Platten von *Coccocrinus* dieselbe morphologische Bedeutung haben.

Wir finden also bei allen paläozoischen Crinoiden, deren Decke eine kräftig entwickelte Täfelung mit überhaupt erkennbarer Gesetzmässigkeit der Lagerung der einzelnen Theile zeigt, Uebereinstimmung in den ersten, fundamentalen Grundzügen. Mögen noch so viele accessorische Stücke auftreten, wir können doch immer als die wesentlichsten Elemente die fünf gleich grossen oder vier grosse und zwei kleine (halbe) Proximaltafeln erkennen, zu denen sich eine Centralplatte gesellt, wenn Mund und Ambulacra von diesen Tafeln gedeckt werden.

Die nächste Frage muss sich natürlich auf die Natur und Bedeutung der Plättchen beziehen, welche bei *Cyathocrinus* über den Proximaltafeln liegen und die Ambulacralfurchen und den Mund gegen aussen abschliessen. Die Ausdehnung, welche diese Plättchen erreichen, ist eine wechselnde, bei manchen breiten sie sich fast über die ganze Kelchoberfläche aus, bei anderen bilden sie nur eine wechselzeilige Doppelreihe über den Furchen, und dieser Fall ist offenbar der normale, der erstere stellt nur eine secundäre Wucherung dar. Verfolgen wir nun diese Doppelreihe von Tafeln gegen den Rand der Decke und gegen die Arme, so finden wir, dass dieselben nicht auf die Ventralscheibe beschränkt sind, sondern sich in die Arme fortsetzen; bei sehr vielen paläozoischen Crinoiden und in hervorragender Weise bei den Cyathocrinen finden wir nämlich, dass die Ambulacralfurchen auch in den Armen nicht frei liegen, sondern hier entweder von den beiderseitigen Saumplättchen allein oder in Verbindung mit einer weiteren Doppelreihe von Deckplättchen vollständig überkleidet werden; die Platten, welche sich bei den Cyathocrinen auf der Kelchdecke über die Ambulacralfurchen legen, sind also die Fortsetzung der Saumplättchen aus den

Armen und sind demnach den Saumplättchen auf der Ventralscheibe lebender Crinoiden, z. B. von *Pentacrinus*, homolog, wie das schon mehrfach und namentlich von H. Carpenter hervorgehoben wurde. Die Tafeln endlich, welche bei *Cyathocrinus* den Mund überkleiden, stehen mit den ambulacralen Deckplättchen in untrennbarem Zusammenhang, sie stellen nur eine centrale Erweiterung der letzteren dar.

Bei den Sphäroidocriniden fehlen entsprechende Bildungen durchaus nicht; sie finden sich in den höchst merkwürdigen getäfelten Ambulacralröhren, welche namentlich bei *Actinocrinus* unter der Kelchdecke nachgewiesen wurden.

So gross und staunenswerth also auch die Mannigfaltigkeit der Kelchdecke bei den paläozoischen Crinoiden sein mag, so finden wir doch überall, wo regelmässige Lagerung erkennbar ist, als einzig wesentlichen und stets vorhandenen Bestandtheil fünf interradial gelegene Proximaltafeln mit oder ohne Centralstück; als ein weiteres, sehr häufig auftretendes und sehr charakteristisches Element gesellen sich dazu die Saumplättchen der Ambulacralfurchen. Bei den geologisch jungen Crinoiden haben wir ebenso als wesentlichstes Element entweder das ganze Leben hindurch oder nur im Larvenzustande fünf proximale, interradial gelegene Tafeln der Kelchdecke, und wir finden bei sehr vielen Formen die Saumplättchen der Ambulacra, und unter diesen Verhältnissen wäre es geradezu widersinnig, daran zu zweifeln, dass diese Elemente bei den alten und jungen Crinoiden homolog sind. Alle Verhältnisse gestalten sich verhältnissmässig einfach und klar, sowie wir an der sicher bewiesenen Thatsache festhalten, dass im Baue der Kelchdecke bei Cyathocrinen und Sphäroidocrinaceen derselbe Grundplan herrscht, und dass ein und dasselbe Tafelsystem in einem Falle unter, in einem andern über den Ambulacren liegen kann. Es bedarf wohl keines weiteren Beleges mehr für diese Auffassung, aber immerhin ist es von Interesse darauf hinzuweisen, dass bei den Cystideen genau dasselbe Verhältniss herrscht, indem bei *Aristocystites* und *Craterina* die Ambulacra unter, bei *Glyptosphaerites*, *Sphaeronites* u. s. w. oberflächlich über der Kalktäfelung der Oberseite liegen.

Wir sind auf einem langen Umwege zu dem Ergebnisse gelangt, dass die fünf den Mund umgebenden Tafeln der paläozoischen Gattungen *Coccocrinus, Haplocrinus, Cyathocrinus* und ihrer Verwandten den Oraltafeln der geologisch jungen Crinoiden entsprechen. Bei diesen Auseinandersetzungen wurde jedoch bisher ohne jede Rücksicht auf die im Wege stehenden Schwierigkeiten und Einwürfe vorgegangen, um den ohnehin nicht ganz leicht verfolgbaren Faden dieser Auseinandersetzungen nicht noch mehr zu verwickeln. Wir können es jedoch nicht vermeiden, hier nachträglich auf diesen Gegenstand einzugehen.

Wir wenden uns den Anschauungen von H. Carpenter zu; abgesehen von allen nebensächlichen Dingen, bildet die fundamentale Abweichung seiner Auffassung von der hier vertretenen der Umstand, dass er zwar die fünf proxi-

malen Tafeln bei *Haplocrinus, Coccocrinus* und *Allagecrinus*[1]) als Oraltafeln anerkennt, nicht aber diejenigen von *Cyathocrinus* und Verwandten, bei welchen die Ambulacralfurchen durch Deckplättchen geschlossen sind. Der Grund für diese Auffassung liegt darin, dass bei den lebenden Crinoiden Oraltafeln und Saumplättchen nie zusammen vorkommen, sondern nur entweder die eine oder die andere Bildung vorhanden ist; beide schliessen sich gegenseitig aus, und Carpenter folgert daraus, dass dies auch in der Vorzeit so war, und dass das Zusammenvorkommen von Oralien mit Saum- oder Decktafeln geradezu eine morphologische Unmöglichkeit darstellt.[2])

Dieser Einwurf scheint in der That sehr beachtenswerth, allein eine nähere Betrachtung zeigt, dass derselbe trotzdem nicht haltbar ist. Die Saumplättchen auf der Ventralscheibe der Crinoiden bilden die Fortsetzung der auf den Armen gelegenen Saumplättchen, welche ja auch bei lebenden Formen, z. B. bei *Pentacrinus* und den Comatuliden vorhanden sind. Die Saumplättchen der Ambulacralfurchen auf der Ventralscheibe bilden demnach ein von den übrigen Theilen der Kelchdecke durchaus verschiedenes, selbstständiges Element. Die dem häutigen Perisom von *Pentacrinus* eingelagerten Kalkplättchen und Schüppchen treten dagegen an die Stelle der in einer frühen Entwicklungsphase vorhandenen, später resorbirten Oralstücke. Ob diese Resorption eintritt oder nicht, ist morphologisch natürlich ohne Belang; da sowohl Oralstücke als Saumplättchen phyletisch uralte Erbstücke der Crinoiden sind, so können wir uns als hypothetische Stammform von *Pentacrinus* und Verwandten nur ein Thier mit Oralstücken und Saumplättchen vorstellen; die Vereinigung beider Merkmale bildet demnach nicht eine morphologische Unmöglichkeit, sondern die Existenz von Formen mit diesen Charakteren ist geradezu eine morphologische Nothwendigkeit, wir müssten ihr ehemaliges Vorhandensein theoretisch voraussetzen, wenn sie uns nicht in den Cyathocrinen leibhaftig entgegenträten.

Anderer Art sind die Ansichten von Wachsmuth und Springer; nachdem sie in ihren früheren Arbeiten die Proximaltafeln von *Cyathocrinus, Haplocrinus, Coccocrinus* als echte Oraltafeln betrachtet hatten,[3]) verliessen sie diesen, nach der hier vertretenen Ansicht richtigen Standpunkt und nahmen nun in ihren neueren Veröffentlichungen an, dass die Proximalplatten weder bei den genannten Formen, noch bei den Sphäroidocrinaceen den Oralstücken der jüngeren Crinoiden entsprechen.[4]) Natürlich lässt sich dieser Auffassung ein

---

[1]) Etheridge and Carpenter, Contributions to the study of British palaeozoic Crinoids. 1. On *Allagecrinus* . . . Annals and Magazine of natural history, 1881, ser. 5, vol. VII. pag. 281.

[2]) Challenger-Bericht.

[3]) Wachsmuth und Springer, Revision, 1879, 1881.

[4]) Ebenda, 1885, 1886. — Vergl. auch die Recension dieses Werkes aus der Feder von H. Carpenter in Annals and Magazine of natural history, 1886, ser. 5, vol. XIII, pag. 277.

sehr naheliegender und handgreiflicher Einwurf machen. Die Oraltafeln sind im ganzen Baue der jüngeren Crinoiden und namentlich in ihrer ersten Entwicklung von allergrösster Bedeutung, und jede Hypothese müsste von vorneherein als eine unmögliche bezeichnet werden, welche das Fehlen jeder Vertretung dieser Stücke bei den paläozoischen Crinoiden annähme. In der That begehen auch die genannten Forscher diesen schweren morphologischen Irrthum durchaus nicht, allein sie betrachten nicht die interradialen Proximaltafeln, sondern die Centralplatte der Sphäroidocrinaceen als das den Oraltafeln entsprechende Gebilde.

Schälen wir aus der Menge der in Frage kommenden Einzelheiten die wesentlichsten Punkte heraus, so sind die leitenden Gesichtspunkte in den Ansichten von Wachsmuth und Springer folgende: Bei den lebenden Crinoiden ist die Grenze zwischen Bauch und Rücken eine durchaus scharfe, dorsaler Kelch und ventrale Decke sind aufs Strengste geschieden, und die Nothwendigkeit einer ähnlichen scharfen Trennung wird nun auch bei den paläozoischen Crinoiden vorausgesetzt. Nun ist aber namentlich bei vielen Sphäroidocrinaceen eine solche Abgrenzung durchaus nicht vorhanden, es ist z. B. bei einem *Actinocrinus* und bei einer Menge anderer Gattungen ganz willkürlich, ob man diese oder jene Tafeln der Lage nach noch der Rücken- oder der Bauchseite zurechnen will, und man kann zusammengehörige Tafelreihen in den Interradien von der Unter- zur Oberseite verfolgen. Wachsmuth und Springer folgern nun von ihrem Standpunkte aus ganz consequent, dass zunächst bei den Sphäroidocrinaceen, dann aber überhaupt bei den meisten Paläocrinoiden ein Hinübergreifen dorsaler Elemente auf die Ventralseite des Kelches stattfinde, welche mit den eigentlichen actinalen Bildungen der Ventralseiten der Neocrinoiden gar nichts zu thun haben und die den letzteren entsprechenden Theile verdrängen oder verdecken.

Durch eine derartige Unterscheidung wird aber die Abgrenzung nicht natürlicher; die Kelchdecke eines *Actinocrinus* ist ein so homogenes Gebilde, dass es unmöglich wird, innerhalb derselben irgendwelche Grenzen zu ziehen, die durchaus voneinander verschiedene Gebilde trennen.

All' diese Schwierigkeiten werden vermieden, wenn man die Dinge ohne alle gesuchte Deutung so nimmt, wie sie thatsächlich liegen; die strenge Scheidung der ventralen und der dorsalen Hälfte ist eine Erscheinung, die sich zu solcher Schärfe, wie sie bei den lebenden Crinoiden herrscht, erst allmälig herausgebildet hat; bei den paläozoischen Formen ist diese Differencirung noch nicht vollzogen, und namentlich bei den Sphäroidocrinaceen und unter ihnen wieder in erster Linie bei den Actinocriniden ist der Zusammenhang und die Aehnlichkeit der Ausbildung zwischen oben und unten noch am ausgesprochensten, so dass die Tafelreihen ganz ungestört von einer Hälfte zur andern herüberreichen.

Will man sich von der ganzen Tragweite dieses Vorganges der Differencirung Rechenschaft geben, so muss man allerdings noch weiter zurückgreifen, bis zu den Cystideen, die ja auch von Wachsmuth und Springer als die Grundformen angesehen werden, aus denen sich die Crinoiden entwickelt haben. Fassen wir eine primitive Cystideenform, einen *Echinosphaerites, Glyptosphaerites* oder einen verwandten Typus ins Auge, so finden wir von der Ansatzstelle des Stieles bis zum Munde eine ungegliederte Menge gleichartiger Tafeln; über deren oberen Theil ziehen die Ambulacralfurchen hin, eine scharfe Scheidung zwischen der Rücken- und Bauchseite ist aber ein Ding der Unmöglichkeit. Von hier bis zu denjenigen Formen, bei welchen Ventral- und Dorsalregion aufs Schärfste abgegrenzt sind, kommen alle möglichen Zwischenstufen vor, und einer solchen entspricht auch der Zustand, wie wir ihn bei den Sphäroidocrinaceen und am ausgesprochensten bei den Actinocrinen finden, ohne dass wir dadurch berechtigt wären, von einem Hinübergreifen von dorsalen Kelchelementen auf die Oberseite zu sprechen.

Zu demselben Ergebnisse führt uns auch die Untersuchung der individuellen Entwicklung bei lebenden Crinoiden; bei der *Comatula*-Larve bilden sich zunächst zehn ganz gleiche interradial gelegene Tafeln, von denen fünf (Basalia) auf der Unterseite und fünf (Oralia) auf der Oberseite liegen. Nun stellen sich fünf anfangs ganz kleine, radial gelegene Täfelchen ein, welche im Aequator des Kelchsphäroids stehen, und zwar an den Stellen, wo je zwei Basalia und zwei Oralia zusammenstossen. Es sind das die späteren Radialia, welche aber bei ihrem ersten Erscheinen noch so stehen, dass man sie ebensogut der Rücken- als der Bauchseite zurechnen könnte.

Allerdings ist noch eine zweite Erscheinung vorhanden, welche man als wesentliche Stütze der Auffassung von Wachsmuth und Springer anzunehmen geneigt sein könnte. Bei vielen Actinocriniden findet man nämlich unter der äusseren festen Plattenlage eine innere Lage meist äusserst feiner, durchbrochener Tafeln, welche ihrem Umrisse nach den äusseren entsprechen und mit diesen durch einzelne Stäbchen in Verbindung gesetzt sind. Man könnte darin, wie das thatsächlich geschehen ist, die Verkalkung des ventralen Perisoms sehen, welche demnach von der äusseren Kelchdecke durchaus verschieden wäre. Allein auch diese Auffassung ist gewiss unrichtig, denn die zarten netzförmigen Platten im Innern finden sich nicht nur in der Ventralregion, sondern sie kleiden fast das ganze Kelchinnere aus; was also auch ihre noch ziemlich unklare Bedeutung gewesen sein mag, keinenfalls können sie jene ihnen zugeschriebene Rolle gespielt haben.

Ebensowenig kann daraus, dass bei einzelnen Exemplaren von Actinocrinen die getäfelten Ambulacralröhren etwas tiefer liegen als die Innenseite der getäfelten Kelchdecke, darauf geschlossen werden, dass hier ein Zwischenraum zwischen letzterer und ventralem Perisom vorhanden war; hier haben sich

offenbar bei diesen ganz ausnahmsweisen Exemplaren die Ambulacralröhren erst nach dem Tode des Thieres von der Decke abgelöst und sind herabgesunken. Die normale Art der Erhaltung ist die, dass man die ambulacralen Rinnen auch bei den Actinocrinen auf der Oberfläche des Steinkernes sieht, wenn man die Platten der äusseren Kelchdecke entfernt. Die Kelchdecke der Actinocriniden nimmt morphologisch dieselbe Stellung ein wie diejenige anderer Crinoïden, der Unterschied, welcher vorhanden ist, beruht nur darauf, dass die Ambulacra einmal über, das andere Mal unter dieser Decke liegen (Fig. 131).[1])



Fig. 131. Steinkern von *Actinocrinus (Teleiocrinus)* aus amerikanischem Kohlenkalke, von der Oberseite, mit den Ambulacren. Nach Wachsmuth und Springer.

Wir haben die wesentlichsten Einwürfe gegen die hier vertretene Auffassung der Crinoidendecke kennen gelernt und uns von deren Unzulänglichkeit überzeugt. Nach diesen Auseinandersetzungen dürfen wir die einfachste und nächstliegende Deutung als erwiesen halten, nach welcher die Oralplatten von *Hyocrinus, Holopus, Thaumatocrinus* in der Jetztzeit, die fünf ventralen Proximaltafeln von *Haplocrinus, Coccocrinus, Allagecrinus* und den Cyathocriniden, endlich die sechs ventralen Proximalplatten der Sphäroidocrinaceen homologe Gebilde darstellen.[2]) Wir begnügen uns damit, diesen leitenden Grundsatz,

---

[1]) Die Anregung zu dieser Auffassung des Actinocrinengewölbes erhielt ich zuerst von Herrn Professor Benecke in Strassburg, dem ich überhaupt für mehrfachen Rath in schwierigen Fragen verpflichtet bin; ich erlaube mir hier, meinen besten Dank dafür auszusprechen.

[2]) Nur beiläufig sei hier eine Frage erwähnt, welche in neuerer Zeit angeregt worden ist, die mir aber, namentlich was die Anwendung auf fossile Formen anlangt, noch nicht spruchreif zu sein scheint. Götte (Vergleichende Entwicklungsgeschichte der *Comatula mediterranaea*. Archiv für mikroskopische Anatomie, 1876, Bd. XII) hat auf die Gleichförmigkeit der Basalia und Oralia in der *Antedon*-Larve hingewiesen und darauf aufmerksam gemacht, dass diese Theile, welche in dem fortgeschritteneren Stadium sich oben und unten gegenüberstehen, in einem früheren Entwicklungsstadium dem rechten und linken Antimer des Körpers entsprechen, dass also die Gleichheit von Oralien und Basalien eine Reminiscenz an die ursprüngliche bilaterale Echinodermenlarve darstellt. Wachsmuth und Springer haben diese Idee bei den paläozoischen Crinoiden weiter verfolgt und in der Centraltafel und den Proximaltafeln der Sphäroidocrinaceen die Theile nachzuweisen gesucht, welche der Basis und der Centralplatte der *Antedon*-Larve, respective der Basis und Infrabasis des fertigen paläozoischen Crinoiden symmetrisch gegenüberstehen. Die genannten Forscher sind von diesem Gedankengange wieder abgekommen, da durch ihre neue Deutung des Crinoidenscheitels jener Auffassung der Boden entzogen ist. Auch ich möchte auf diese Frage nicht tiefer eingehen, zumal die Paläocrinoiden vielfach so hoch specialisirte Formen sind, dass es misslich ist, gerade sie für solche Untersuchungen zum Ausgangspunkt zu wählen. Nur auf einen Punkt

der früher schon ziemlich allgemein angenommen war, neuerdings festgestellt zu haben, und befassen uns nicht weiter mit der Anwendung auf die überaus grosse Mannigfaltigkeit der paläozoischen Crinoiden, zumal es hier in der Regel genügt, auf die ältere Deutung von Wachsmuth und Springer zurückzugreifen, um das Richtige zu finden.

Wir haben die wahren Beziehungen der Kelchdecken verschiedener Crinoidengruppen kennen gelernt und können uns nun der Erörterung der Frage nach dem Zusammenhange zwischen den sogenannten Paläocrinoiden und den Neocrinoiden wieder zuwenden. Wir haben oben gesehen, dass die Bildung der Kelchdecke für die Beurtheilung dieser Frage weitaus den wichtigsten Factor darstellt. Mund und Ambulacra sollten bei den paläozoischen Formen subtegminal, bei den mesozoischen und jüngeren dagegen oberflächlich liegen. Allein unter den paläozoischen Formen gilt das für *Coccocrinus* nicht, die Ambulacra lagen oberflächlich zwischen Oraltafeln, wie bei dem lebenden *Hyocrinus*. Ferner wurde schon oben angeführt, dass bei jurassischen Exemplaren von *Apiocrinus* und *Pentacrinus* Ambulacra und Mund unter einer nicht ganz festen, feingetäfelten Kelchdecke zu liegen scheinen, und auch bei einem *Encrinus* aus dem Muschelkalke ist eine etwas biegsame getäfelte Ventralerhabenheit beobachtet worden, welche von einem schwach entwickelten Ventralsack eines Poteriocriniden oder Cyathocriniden nicht wesentlich abzuweichen scheint.

Allein wir können noch viel weiter gehen; wenn wir die Deckenbildung eines *Cyathocrinus* betrachten, so sehen wir, dass die Ambulacra über den Oraltafeln in Rinnen verlaufen und gegen oben nur durch die ineinandergreifenden Saumplättchen bedeckt sind. Vergleichen wir diese Bildung mit derjenigen eines lebenden *Pentacrinus* oder eines *Antedon,* so finden wir, dass bei diesen die Oraltafeln wenigstens in der Jugend vorhanden sind und dass die Ambulacra von ganz übereinstimmenden Saumplättchen eingesäumt werden, welche beweglich sind und nach dem Belieben des Thieres die Ambulacralfurchen frei lassen oder sich über denselben zusammenklappen können. Der Unterschied zwischen dem Typus der Cyathocrinen und demjenigen der Pentacrinen beruht also wesentlich nur auf der Beweglichkeit oder Unbeweglichkeit der Saumplättchen. Es darf dabei erwähnt werden, dass nach Wachsmuth, der wohl unter allen lebenden Menschen weitaus die

---

möchte ich hier aufmerksam machen; man hat in der Stammesgeschichte der Echinodermen nach einem phylogenetischen Aequivalente für die bilaterale Echinodermenlarve gesucht und glaubte dasselbe in den bilateralen Cystideen, wie *Ateleocystites* u. s. w., gefunden zu haben. Diese Auffassung kann aber nicht richtig sein, da die Symmetrieebene von *Ateleocystites* durchaus nicht derjenigen der symmetrischen Larve entspricht; Symmetrieerscheinungen, welche diesem letzteren Stadium entsprechen, müssten sich zu beiden Seiten des Aequators des Echinodermensphäroids, nicht zu beiden Seiten einer durch die Pole desselben gehenden Ebene auftreten.

genaueste Kenntniss dieser so schwer zu beobachtenden Verhältnisse besitzt, die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass auch bei *Cyathocrinus* die Saumplättchen beweglich waren.

Sehen wir auch von diesem letzteren immerhin nur möglichen Falle ab, so geht doch aus den geschilderten Verhältnissen klar hervor, dass zwischen einem *Pentacrinus* und einer Reihe anderer recenter Crinoiden einerseits und einem *Cyathocrinus* andererseits in der Bildung der Kelchdecke weit mehr wirkliche Verwandtschaft herrscht, als zwischen diesem letzteren und einem *Actinocrinus*, einem *Platycrinus* oder einem beliebigen Sphäroidocrinoiden, bei welchem statt der fünf Oralia sechs Proximalia und eine Centralplatte vorhanden sind und die Ambulacra nicht über, sondern unter der Kelchwölbung liegen. Auch andere wichtige Dinge kommen hinzu. Im ganzen Aufbaue des Kelches, im Fehlen von Interradialien in den vier paarigen Interradien, in dem Umstand, dass über dem ersten Radialkranz keine weiteren Kränze in den festen Kelch aufgenommen sind, in allen diesen Dingen stimmen die Cyathocrinen wesentlich mit den Haupttypen der geologisch jungen Crinoiden überein und weichen von den Sphäroidocrinaceen vollständig ab.[1]) Man kann daher mit der vollsten Bestimmtheit und auf die schwerwiegendsten Beweise hin behaupten, dass *Cyathocrinus* mit den meisten geologisch jungen Crinoiden in weit innigerer verwandtschaftlicher Beziehung steht als mit den paläozoischen Sphäroidocrinaceen.

Es gilt das aber nicht nur von der Gattung *Cyathocrinus,* die wir nur als Typus für eine ganze Gruppe der Bequemlichkeit wegen herausgegriffen haben, sondern dieses Ergebniss bezieht sich auf die ganze überaus formenreiche Familie der Cyathocriniden, es gilt von den Poteriocriniden, welche in mancher Beziehung zwischen Cyathocriniden und den jüngeren Formen stehen, und es gilt überhaupt von jenem ganzen überaus grossen Formengebiete, welches Wachsmuth und Springer als Cyathocriniden im weitesten Sinne *(Cyathocrinacea)* bezeichneten und welchem sie heute den Namen der *Inadunata fistulosa* geben. Und nicht nur in den allgemeinen morphologischen Verhältnissen ist diese Verwandtschaft begründet, sondern die paläozoischen Poteriocriniden gehen so ganz in die triadischen Encriniden über, dass eine Grenze überhaupt kaum gezogen werden kann.

Diesen Verhältnissen gegenüber erscheint es als eine vollständige Unmöglichkeit und als eine nur durch das geologische Zusammenvorkommen veranlasste falsche Auffassung, die Cyathocrinaceen mit den Sphäroidocrinaceen in eine systematische Gruppe zu vereinigen und sie von den geologisch jungen Crinoiden zu trennen. Mit anderen Worten, es ergibt sich die unbedingte Nothwendigkeit, die beiden Abtheilungen der Paläocrinoiden und der

[1]) Vergl. Wachsmuth und Springer, Revision, 1885.



Neocrinoiden aufzugeben und eine andere, naturgemässere Eintheilung anzunehmen.

Eintheilung der Crinoiden.

Die Gruppen der Paläocrinoiden und der Neocrinoiden sind beseitigt, und es handelt sich darum, eine andere Eintheilung der Crinoiden vorzunehmen. Die Grundlagen zu einer solchen sind in den oft angeführten trefflichen Werken von Wachsmuth und Springer gegeben, und wenn auch in manchen Einzelheiten sich noch Aenderungen ergeben werden und einige derselben schon heute als nothwendig bezeichnet werden können, so wird wohl an den Hauptzügen nicht mehr gerüttelt werden dürfen. Neu zu ordnen ist in formeller Hinsicht das Verhältniss der bisherigen Neocrinoiden zu den älteren Typen, wozu auf den vorhergehenden Seiten die Anhaltspunkte gegeben sind.

In der ersten Abtheilung ihrer »Revision« in den Jahren 1879 und 1881 stellten Wachsmuth und Springer die drei Abtheilungen der *Ichthyocrinacea*, der *Cyathocrinacea* und der *Sphaeroidocrinacea*[1]) auf, welche sie in erster Linie durch die Form und Zusammensetzung der Kelchdecke, nächstdem durch die Entwicklung des Kelches selbst kennzeichnen. Es sind das drei ausgezeichnet charakterisirte Ordnungen, deren Aufstellung einen grossen Fortschritt in unserem Verständnisse der paläozoischen Crinoiden darstellt. Dieselben umfassen die grosse Mehrzahl der Gattungen in natürlicher Weise, während allerdings eine Minderzahl eigenthümlich gebauter Formen nicht untergebracht werden konnte.

In den späteren Theilen ihres Werkes nahmen die genannten Forscher Aenderungen an ihrem Systeme vor; sie bezeichneten die bisherigen Sphäroidocrinaceen als *Camerata*, die Ichthyocrinaceen als *Articulata* oder *Articulosa*, und beiden werden einige Gattungen angefügt, welche bisher nicht hatten untergebracht werden können (*Crotalocrinus, Eucalyptocrinus, Callicrinus, Acrocrinus* und einige andere). Die bedeutendste Aenderung finden wir bei der dritten Abtheilung, welche den Namen der *Inadunata* erhält; dieselbe umfasst zwei Unterabtheilungen, von denen die eine, die der »*Fistulosa*«, den früheren Cyathocrinaceen entspricht, unter Beifügung einiger bisher heimatloser Typen: die andere, die Gruppe der »*Larviformia*« dagegen, ist neu, sie umfasst ausschliesslich Formen, die früher nicht hatten untergebracht werden können, von denen es aber wohl auch heute noch fraglich sein muss, ob ihre Zusammen-

---

[1]) Wachsmuth und Springer nannten diese Abtheilungen Ichthyocriniden, Cyathocriniden, Sphäroidocriniden; es scheint aber unzweckmässig und unzulässig, den Namen dieser höheren Gruppen dieselbe Endigung zu geben wie den kleineren, ihnen untergeordneten Familien, den Cyathocriniden, Poteriocriniden u. s. w. Ich habe daher die obige kleine Aenderung an den Namen vorgenommen.

fassung und ihr Anschluss an die Cyathocrinaceen der Natur der Sache entspricht. Wir werden später auf diesen Gegenstand zurückkommen.

Bei der Charakterisirung der einzelnen Abtheilungen treten bei der neuen Beschreibung die Merkmale der Kelchdecke gegen früher stark in den Hintergrund, wie Wachsmuth und Springer selbst anführen, aus dem Grunde, weil sich ihre Ansichten über die Natur dieses Theiles sehr wesentlich geändert haben; die Kelchdecke ist ihnen, wie wir gesehen haben, kein einheitliches Gebilde mehr, die früher angenommenen, einfachen Homologien werden nicht mehr für richtig gehalten, und damit mussten diese Kennzeichen sehr zum Nachtheile der klaren Begriffsbestimmung der Abtheilungen vernachlässigt werden. Wir werden uns daher in dieser Richtung weit mehr an die ersteren Theile der »Revision of Palaeocrinoidea« halten. Dabei ist es aber nothwendig, der näheren Verwandtschaft der *Cyathocrinacea* zu den jüngeren Crinoiden,[1]) die nunmehr als *Pentacrinacea* zusammengefasst werden mögen, den übrigen Crinoiden gegenüber Ausdruck zu geben, denen gegenüber sie in klarer Weise dadurch ausgezeichnet sind, dass die Ambulacra sich nicht unter, sondern über der Kelchdecke befinden und hier entweder von fest vereinigten Saumplättchen bedeckt werden oder frei liegen; wir bezeichnen diese Unterclasse der Crinoiden nach der Lage der Ambulacra über der Decke als »**Epascocrinen**«[2]) und stellen ihnen die übrigen Crinoiden, bei welchen die Ambulacra unter dem Deckengewölbe liegen, als »**Hypascocrinen**« gegenüber. Dabei ist nur eine namhaftere Abweichung von der Eintheilung von Wachsmuth und Springer nothwendig, welche die sogenannte *Larviformia* betrifft. Diese Ordnung enthält in den Familien der Haplocriniden und Symbathocriniden Formen, bei welchen die Ambulacra unter der Kelchdecke lagern, und wir reihen dieselben daher als eine Ordnung der *Haplocrinacea* den Hypascocrinen an. Die beiden anderen Familien der »*Larviformia*«, die Gastrocomiden und Cupressocriniden, haben mit jenen keinerlei nähere Verwandtschaft und wurden offenbar nur in Ermanglung einer andern Stelle wegen des negativen Merkmales, des Mangels eines Ventralsackes hier untergebracht. *Gasterocoma* scheint nach der Zeichnung ein Epascocrine und kann als eine Cyathocrinidenform mit reducirtem Ventralsacke betrachtet werden. *Cupressocrinus* stellt einen so durchaus eigenthümlichen und ganz isolirten Typus dar, dass man kaum irgendwo nähere Beziehungen angeben kann. Keinenfalls aber darf er seine Stelle in einer Abtheilung mit unter dem Deckengewölbe gelegenen Ambulacren finden, und ich reihe ihn daher den Epascocrinen an. Im Uebrigen kann die Eintheilung von Wachsmuth und Springer beibehalten werden, und es ergibt sich dann folgende Anordnung:

[1]) Mit Ausschluss von *Marsupites* und *Uintacrinus*, deren Verwandtschaftsbeziehungen noch ganz unklar sind.

[2]) ἄσχος, der Schlauch.

I. Hypascocrinen. Mund, Ambulacralgefässe und Saumplättchen (letztere, wenn vorhanden) unter der Kelchdecke.

1. *Sphaeroidocrinacea.* Kelch meist, Decke stets aus einer grossen Zahl unbeweglich miteinander verbundener Tafeln bestehend, welche eine feste Kapsel bilden. Meist mehrere Armglieder sind durch Verbindung mit Interradialstücken in den Kelch aufgenommen. Decke überwölbt die ganze Ventralseite; unter ihren zahlreichen Platten lassen sich eine Centraltafel und meist sechs (4 + 2) interradiale Proximaltafeln unterscheiden. Afteröffnung entweder unmittelbar in der Decke oder an der Spitze einer getäfelten Röhre *(Proboscis).*

Familien: Reteocriniden, Rhodocriniden, Glyptasteriden, Melocriniden, Actinocriniden, Platycriniden, Hexacriniden, Acrocriniden, Calyptocriniden (?? Barrandeocriniden).

2. *Haplocrinacea.* Kelch und Decke aus einer kleinen Zahl unbeweglich miteinander verbundener Stücke zusammengesetzt. Nur ein Radialkranz. Keine Interradialia im Kelche, mit Ausnahme eines Analinterradius. Decke mit Centralplatte.

Familien: Haplocriniden, Symbathocriniden.

3. *Ichthyocrinacea.* Kelch und Decke aus sehr zahlreichen, etwas beweglich miteinander verbundenen Stücken bestehend. Kelch mit zwei Basalkränzen und mehr als einer Ordnung von Radialien.

Familien: Ichthyocriniden, Crotalocriniden (??), Uintacriniden (??).

II. Epascocrinen. Ambulacra nicht von der Kelchdecke überwölbt, in oberflächlichen Furchen frei oder von zusammenschliessenden Saumplättchen bedeckt.

1. *Cyathocrinacea.* Kelch meist aus zwei Basalkränzen und einem Radialkranz bestehend, ohne Interradialstücke in den paarigen Interradien. Kelchdecke, soweit bekannt, aus fünf Oraltafeln bestehend, über denen die Ambulacra von Saumplättchen bedeckt liegen. After mit Ventralsack.

Familien: (Anomalocriniden, Heterocriniden, Hybocriniden ??), Cyathocriniden, Poteriocriniden, Belemnocriniden, Astylocriniden, Encriniden, Catillocriniden, Calceocriniden.[1]

2. *Pentacrinacea.* Kelch mit einem wohl entwickelten Basalkranz, Infrabasis fehlend oder rudimentär. Ambulacralfurchen und Mund (bei allen ?) freiliegend, Kelchdecke weich, mit beweglichen Saumplättchen, oder mit fünf grossen Oralstücken ohne Saumplättchen.

Familien: Pentacriniden, Apiocriniden, Plicatocriniden, Bourguetocriniden, Eugeniacriniden, Holopiden, Comatuliden.

Von wichtigeren Formen bleiben bei dieser Eintheilung namentlich noch *Cupressocrinus*, *Coccocrinus* und *Marsupites* in der Schwebe; die Einreihung

[1]) Differentialdiagnose und vielleicht auch Abgrenzung der *Cyathocrinacea* und *Pentacrinacea* ist noch unvollständig und ungenügend wegen unserer geringen Kenntniss der Kelchdecke bei den Poteriocriniden und den fossilen Pentacrinaceen.

der Crotalocriniden bei den Ichthyocrinaceen, sowie von *Barrandeocrinus* bei den Sphäroidocrinaceen ist wohl sehr schwach begründet. Die Zuziehung der Anomalocriniden, Heterocriniden und Hybocriniden kann ebenfalls nur als eine provisorische betrachtet werden. Manche wichtige Verhältnisse, und namentlich die Kelchdecken dieser sehr alten Formen, welche theilweise auffallende Anklänge an Cystideen und Blastoideen zeigen, sind noch viel zu wenig bekannt, als dass man deren nahe Verwandtschaft mit den Cyathocrinaceen behaupten könnte.

Beispiele der Hypascocrinen.

Man kennt jetzt etwa 33 Familien, über 200 Gattungen und gegen 2000 Arten von Crinoiden. Wir werden aus dieser ungeheuren Formenmenge nur einige der allerwichtigsten, bekanntesten oder auffallendsten Vertreter hervorheben.

Wir wenden uns zunächst zu den Hypascocrinen, welche auf die paläozoische Periode beschränkt und hier durch die Menge und Pracht ihrer Vertreter von grösster Bedeutung sind. Weitaus die umfangreichste Abtheilung derselben, bei welcher alle Merkmale in hervorragendster Weise entwickelt sind, bilden die Sphäroidocrinaceen mit ihren festgefügten Gehäusen, in welchen ausser den Eingängen der Ambulacralfurchen unter die starre Kelchdecke nur eine Oeffnung, diejenige für den After zu beobachten ist.

Einen verhältnissmässig einfachen Typus dieser Abtheilung stellen uns die Platycriniden und die mit ihnen nahe verwandten Hexacriniden dar; die ersteren haben schon einzelne Vertreter in Silur und Devon, erreichen aber erst im Kohlenkalke eine ganz ungeheure Entwicklung. Die Hexacriniden sind am verbreitetsten im Devon. Bei *Platycrinus* (Fig. 132) ist der geräumige Kelch sehr einfach aus hohen, dünnen Tafeln in geringer Zahl aufgebaut. Drei Basalia und fünf Radialia erster Ordnung setzen fast den ganzen Kelch zusammen, nur ganz oben schliessen sich winzige Radialia zweiter Ordnung an, welche die reichlich verzweigten zehn Arme tragen. Der Analinterradius besteht aus ein bis drei kleinen Tafeln, welche gegen die Ventralseite hinaufgeschoben sind. In der Kelchdecke treten namentlich die Centralplatte und die sechs interradialen Proximaltafeln deutlich hervor, zu denen sich noch eine bedeutende Zahl anderer Täfelchen gesellt; eine Afterröhre ist oft vorhanden und sehr entwickelt, oft fehlt dieselbe. *Hexacrinus*, der Hauptvertreter der Hexacriniden, ist den Platycrinen sehr nahe verwandt. Der Hauptunter-



Fig. 132. *Platycrinus triacontadactylus* aus irischem Kohlenkalke, nach M'Coy.

schied besteht in der weit stärkeren Entwicklung des Analinterradius, indem eine Interradialtafel, fast genau wie ein Radial geformt, sich bis zum Basalkranz hinabschiebt, so dass der Kelch auf den ersten Blick sechs Radialia zu führen scheint (Fig. 133). Als eine besonders auffallende Form unter den Hexacriniden mag noch *Hystricicrinus* aus dem amerikanischen Devon erwähnt werden, dessen Kelch einzig unter allen Crinoiden Stacheln gleich denjenigen der Seeigel trägt.[1])



Fig. 133. *Hexacrinus anaglypticus* aus dem mittleren Devon der Eifel, nach L. Schultze.

Die höchste und charakteristischeste Entwicklung erhalten die Sphäroidocrinoiden in der Familie der Actinocriniden, und in Gattungen wie *Actinocrinus, Batocrinus* (Fig. 134), *Strotocrinus, Amphoracrinus, Dorycrinus, Megistocrinus* erreicht die Complication des Baues und der Reichthum der Gliederung von Kelch und Decke die höchste Ausbildung, welche unter Crinoiden überhaupt vorkömmt. Die Basis ist monocyklisch und besteht in der Regel aus drei Stücken; darüber folgen drei einfache Radialkränze und über diesen ein bis drei Kränze von Distichalradialien. Dazwischen schieben sich sehr zahlreiche Interradialtafeln, welche namentlich im Analinterradius sehr entwickelt sind und bis zur Basis hinabreichen, so dass diese wie bei *Hexacrinus* sechs Tafeln, fünf Radialia und ein Analinterradial trägt. In der Kelchdecke lassen sich wieder die Centralplatte und die sechs interradialen Tafeln unterscheiden, doch sind sie hier durch Grösse und Gestalt nicht sehr hervorragend ausgezeichnet, so dass es oft schwierig wird, sie in der sehr grossen Anzahl anderer, theils radial, theils interradial zu Reihen angeordneter Tafeln zu erkennen. Sehr häufig trägt die Decke subcentral oder excentrisch eine getäfelte Analröhre oder Proboscis, welche unter Umständen ganz riesige Grösse erreicht. Die meist sehr zahlreichen Arme sind fast nie gegabelt, ziemlich kurz und bestehen fast immer aus zwei Reihen von Kalkstückchen. Mund und Ambulacralfurchen liegen wie bei anderen Sphäroidocrinaceen unter dem Deckengewölbe verborgen,[2]) und bei manchen überaus günstig erhaltenen Exemplaren lässt sich deren unterirdischer Verlauf genau verfolgen. Am einfachsten zeigt sich das auf sehr



Fig. 134. *Batocrinus pyriformis* aus amerikanischem Kohlenkalke, nach Meek und Worthen.

[1]) J. Hinde, Annals and Magazine of natural history, 1885, Märznummer, S. 185.

[2]) Die Gattung *Habrocrinus*, welche Wachsmuth und Springer mit *Carpocrinus* vereinigen, wird von diesen Forschern zu den Actinocriniden gestellt. Angelin bildet jedoch

vollständigen Steinkernen (vergl. Fig. 131), besonders auffallend aber konnten dieselben bei einigen Stücken des der unteren Kohlenformation angehörigen Burlingtonkalkes in Nordamerika beobachtet werden, welcher überhaupt wegen der wunderbaren Erhaltung seiner Crinoiden berühmt ist. Hier sieht man in hohlen Exemplaren noch im Innern die feinen getäfelten Röhren, in welchen die Ambulacralgefässe verliefen (vergl. Fig. 135). Diese Röhren stehen nicht mit der Innenseite der Kelchdecke in Verbindung, sondern liegen etwas tiefer als diese, ein Verhalten, welches mit dem Vorkommen an Steinkernen nicht übereinstimmt und, wie oben erwähnt, durch eine spätere Senkung nach dem Tode des Thieres erfolgt, nicht ursprünglich vorhanden gewesen sein dürfte.

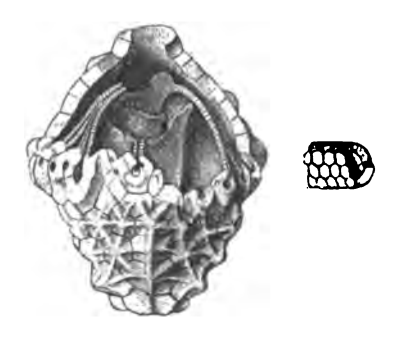


Fig. 135. Aufgebrochener Kelch von *Actinocrinus proboscidialis* aus amerikanischem Kohlenkalke; im Innern sind die getäfelten Ambulacralröhren und das »gefaltete Organ« sichtbar. Daneben ein Stück einer Ambulacralröhre, vergrössert. Nach Meek und Worthen.

An den prachtvollen Exemplaren von Burlington lassen sich noch manche andere höchst merkwürdige Eigenthümlichkeiten des Kelchinnern der Actinocriniden beobachten (Fig. 135). In erster Linie fallen die schon früher erwähnten fein durchbrochenen Kalkplatten auf, welche bei manchen Formen fast das ganze Kelchinnere auskleiden und in Gestalt und Lage ganz den äusseren festen Platten des Kelches und der Decke entsprechen; die Bedeutung dieser durchaus eigenthümlichen Bildung ist uns vollständig unbekannt. Nicht viel besser sind wir von dem Wesen eines zweiten sehr merkwürdigen Theiles im Innern des Actinocrinidenkelches unterrichtet, des sogenannten »gefalteten Organes«. Es ist das ein in der Axe des Kelches befindlicher

---

eine Art der Gattung, *Habrocrinus ornatus* aus dem oberen Silur von Gotland ab, mit einer Kelchdecke, welche von derjenigen der Actinocriniden und überhaupt von derjenigen der Sphäroidocrinaceen vollständig abweicht und, soweit das beschädigte Exemplar ein Urtheil gestattet, in dieser Richtung mehr Aehnlichkeit etwa mit einem lebenden *Pentacrinus* hat, als irgend ein anderer paläozoischer Crinoide. Dass eine solche Form nicht zu den Actinocriniden gehören kann, bedarf wohl keines weiteren Wortes; der Typus der Kelchdecke verweist sie unter die Epascocrinen, wo sie allerdings nach der Zusammensetzung des Kelches weder bei den Cyathocrinaceen, noch bei den Pentacrinaceen untergebracht werden kann. Wenn wir mit der Deckenentwicklung einer grossen Zahl von Carpocrinen und verwandten Formen bekannt sein werden, dürfte sich vermuthlich die Nothwendigkeit ergeben, für dieselben eine eigene Abtheilung bei den Epascocrinen aufzustellen. Jedenfalls erinnert uns dieser Fall wieder daran, wie wenig vollständig unsere Kenntniss der Crinoiden, wie provisorisch noch jede Eintheilung derselben ist, und welche Ueberraschungen uns noch bevorstehen mögen, wenn der Bau der Kelchdecke bei einer grösseren Zahl von Formen nachgewiesen sein wird. (Den Bau der Decke von *Habrocrinus ornatus* vergl. Angelin, Iconographia Crinoideorum . . . Tab. XXVII, Fig. 5. — Vergl. auch Zittel, Paläontologie, Bd. I, S. 367.

grosser, annähernd cylindrischer Körper, welcher aus einer porösen, spiralig eingerollten Kalklamelle besteht. Gegen unten verengt sich der Cylinder zu einer Röhre, welche sich nun gegen oben biegt, sich spiralig um den Cylinder windet und so zur Decke emporsteigt. Man nimmt wahrscheinlich richtig an, dass dieses gefaltete Organ mit dem Darme in Zusammenhang steht, doch ist irgend eine bestimmte Deutung bis jetzt nicht möglich.

In die Nähe der Actinocriniden gehören auch die Melocriniden, mit der bekannten, im oberen Silur und namentlich im Devon verbreiteten Gattung *Melocrinus*, bei welcher kein Interradialstück bis zu der aus vier Stücken bestehenden Basis hinabdringt, die Ventralseite meist aus zahlreichen, ziemlich unregelmässigen Täfelchen besteht und nur fünf Arme vorhanden sind. Das bekannteste Vorkommen dieser Familie bilden die grossen Steinkerne und Abdrücke von *Melocrinus (Ctenocrinus) typus* aus der unterdevonischen Coblenzer Grauwacke, an welchen namentlich die riesigen Pinnulae der Arme ausgezeichnet hervortreten.

Bei den Rhodocriniden (*Rhodocrinus, Rhipidocrinus, Thysanocrinus, Ollacrinus* u. s. w.), die vom Silur bis zum Kohlenkalke vorkommen, ist der ziemlich flache Kelch fast ebenso verwickelt gebaut als bei den Actinocriniden; die Basis besteht aus zwei fünfzähligen Kränzen, bis zu deren äusserem meist die Interradialtafeln in allen fünf Interradien hinabreichen, und an dessen Rande dieselben mit den Radialtafeln abwechseln. Drei normale Radialkränze, ferner Distichaltafeln und zahlreiche Interradialia setzen mit der Basis den Kelch zusammen, dessen Decke in der Regel aus einer Menge kleiner, unregelmässig gelagerter Plättchen zu bestehen pflegt; Centralplatte und Proximalien sind nicht immer deutlich zu unterscheiden. Die Arme, deren bei der Mehrzahl zehn vorhanden sind, zeigen sehr kräftige Entwicklung und starke Fiederchen.

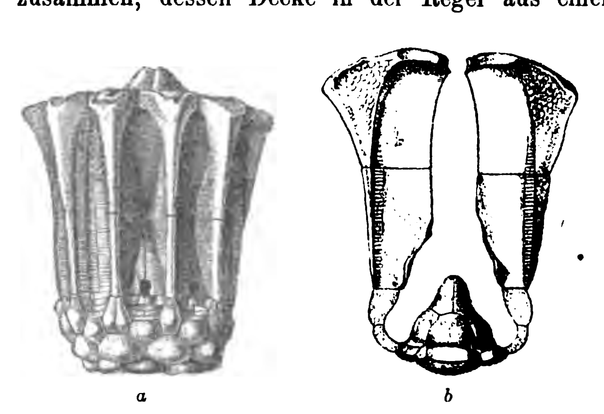


Fig. 136. *Eucalyptocrinus rosaceus* aus dem mittleren Devon der Eifel, nach L. Schultze. *a* Vollständige Krone, aus welcher zwei Arme herausgenommen sind. *b* Idealer Durchschnitt.

Ausser diesen normalen Vertretern der Sphäroidocrinaceen mögen noch einige sehr abweichende und auffallende Formen genannt werden, welche sich im Systeme von Wachsmuth und Springer hier anreihen. Die Calyptocriniden mit den Gattungen *Eucalyptocrinus, Hypanthocrinus, Callicrinus* sind namentlich durch die ganz extravagante Ausbildung der Interradialia und

der Kelchdecke ausgezeichnet. Der Kelch, dessen ziemlich verwickelte Zusammensetzung wir hier nicht näher verfolgen, trägt bei *Eucalyptocrinus* zwanzig einreihig gebildete Arme, von denen je zwei seitlich miteinander verwachsen sind; seine hochgewölbte Decke ist in eine lange, dünne Röhre ausgezogen. Auf den Interradial- und Interdistichalstücken des Kelches erheben sich zehn flügelartig geformte Kalkblätter, welche alle gegen die Axe des Körpers convergiren und so zehn grosse Nischen bilden, in deren jeder einer der Doppelarme liegt. Innen legen sich die Nischenstücke an die Kelchdecke und deren Röhre an, nach oben breiten sie sich horizontal aus und bilden zusammen mit einigen das Ende der Röhre umgebenden Kalkplatten ein Dach über dem ganzen Nischenapparat, wie das namentlich an den allbekannten Exemplaren von *Eucalyptocrinus rosaceus* aus dem mittleren Devon der Eifel (Fig. 136) schön zu sehen ist.

Zu den Sphäroidocrinaceen wird auch die Familie der Barrandeocriniden mit der einen Gattung *Barrandeocrinus* aus dem oberen Silur von Gotland (Fig. 137) gestellt, doch ist die Entwicklung der Kelchdecke eine so ganz abnorme,[1]) dass diese Einreihung kaum sicher begründet werden kann. Was die Gattung in der seltsamsten Weise auszeichnet, ist die Bildung der zehn Arme, welche, auf die Dorsalseite zurückgeschlagen, den ganzen Kelch und den oberen Theil des Stieles verhüllen und ihre mächtig entwickelten Fiederchen nach aussen strecken, so dass die ganze Form ein durchaus fremdartiges und ungewohntes Aussehen erhält.

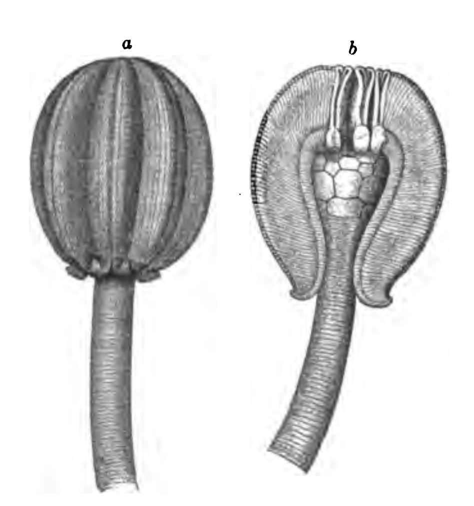


Fig. 137. *Barrandeocrinus sceptrum* aus gotländischem Obersilur, nach Angelin. *a* Vollständiges Exemplar. *b* Exemplar, von welchem zwei Arme weggenommen sind.

Neben der überaus grossen und wichtigen Abtheilung der Sphäroidocrinaceen bilden die Haplocrinaceen nur ein sehr untergeordnetes Glied der Hypascocrinen. Es gehören hierher lauter kleine und sehr kleine Formen, theilweise mit sehr schlanken und im Verhältniss zu dem unbedeutenden Kelche überlangen Armen. Als wichtigste Gattung unter den Haplocriniden, der einen der zwei hierhergehörigen Familien, mag der devonische *Haplocrinus* genannt werden, dessen sehr abnormer Kelch aus fünf Basalien, fünf Radialien und drei ganz unregelmässigen, zwischen Basis und Radialkranz eingeschobenen Stücken

[1]) Ich gehe auf deren Bildung nicht ein, da ich mir nach den vorliegenden Daten kein klares Bild über deren Beschaffenheit machen kann.

besteht. Auf der Oberseite bilden fünf Oralstücke und eine kleine Centralplatte die ganz feste, von keiner Oeffnung durchsetzte Kelchdecke, unter welcher Mund und Ambulacra gelegen haben müssen, da das Gewölbe trotz der Anwesenheit von fünf radialen Furchen keine Oeffnung für die genannten Organe besitzt. (Vergl. S. 450, Fig. 128.)

Die typische Gattung der Symbathocriniden, welche ebenfalls zu den Haplocrinaceen gehören, *Symbathocrinus,* ist, wie früher erwähnt, mit einer Kelchdecke ausgestattet, welche in ihrer Grundanlage mit derjenigen der Sphäroidocrinaceen übereinstimmt, aber durch ihre ausserordentlich grosse Einfachheit ausgezeichnet ist; die Decke besteht aus der Centraltafel, den sechs ventralen Proximaltafeln und ausserdem sind nur noch winzige, interradial gelegene Stückchen, deren Lage und Zahl noch nicht ganz klar scheint, namentlich an der Analseite vorhanden. Die devonische Gattung *Stortingocrinus* scheint diese Abtheilung mit den Platycriniden zu verbinden.

Die letzte Abtheilung der Hypascocrinen bilden die Ichthyocrinaceen, deren typische Vertreter von Wachsmuth in eine einzige Familie der Ichthyocriniden zusammengefasst werden. Es ist das eine ziemlich artenreiche, aber wenig mannigfaltige Gruppe, deren Gattungen wie *Taxocrinus, Forbesiocrinus, Onychocrinus, Gnorimocrinus, Ichthyocrinus, Mespilocrinus, Lecanocrinus* u. s. w. theilweise nur wenig voneinander abweichen und oft schwer zu unterscheiden sind.

Das Hauptmerkmal der ganzen Familie, welche vom unteren Silur bis in den Kohlenkalk vorkömmt, liegt, wie schon früher erwähnt wurde, in der Art und Weise, in welcher die Tafeln des Kelches miteinander in Verbindung stehen, und welche in der Art stattfindet, dass sowohl dem Kelche selbst, als seiner Decke und den Armen ein gewisser Grad von Beweglichkeit zukommen musste. Die oberen Enden der radialen und brachialen Tafeln sind aussen leicht ausgeschnitten, die Unterseite hat entsprechende Vorsprünge, bisweilen schliessen sich an dieser Stelle kleine, unregelmässige Plättchen an, so dass das Ganze ein schuppiges Ansehen erhält. Der Kelch besteht aus drei meist sehr kleinen Infrabasalien, fünf Basalien, drei Radialkränzen, über denen sich oft noch zahlreiche Distichalien aufbauen. Auch eine beträchtliche Zahl von Interradialien, Interbrachialien und Interdistichalien tritt auf und vereinigt die radial ausstrahlenden Platten oft bis hoch hinauf mit dem Kelche. Die Kelchdecke ist nur sehr selten erhalten; daraus ebensowohl wie aus ihren Resten in den wenigen Fällen, in welchen

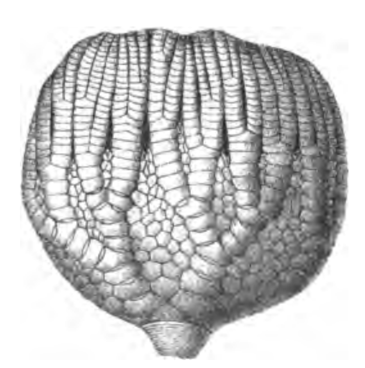


Fig. 138. *Forbesiocrinus Wortheni* aus amerikanischem Kohlenkalke, nach Meek und Worthen.

solche beobachtet werden konnten, kann auf deren wenig compacte und etwas bewegliche Beschaffenheit geschlossen werden. Die Arme sind kurz, kräftig, gegabelt, und rollen und biegen ihre sich zuspitzenden Enden gegen oben etwas ein, was den Formen ein sehr charakteristisches Aussehen verleiht (Fig. 138).

Wachsmuth und Springer fügen den Ichthyocrinaceen noch die beiden Gattungen *Crotalocrinus* und *Enallocrinus* von Gotland[1]) als eine Familie der Crotalocriniden bei. Beide Gattungen zeigen so wenig gemeinsame Eigenthümlichkeiten mit den Ichthyocrinen, dass man kaum glauben kann, dass sie hier an der rechten Stelle stehen, ja durch Einschiebung dieser heterogenen Elemente wird nur die sonst vorhandene scharfe Charakterisirung der Ordnung verwischt. Vorläufig führen wir noch die beiden Gattungen an dieser Stelle an, aus dem einfachen Grunde, weil kein besserer Platz für diese fremdartigen Gestalten zu finden ist. Beide sind nahe miteinander verwandt und in erster Linie durch die eigenthümliche Beschaffenheit ihrer Arme ausgezeichnet, welche namentlich bei *Crotalocrinus* (Fig. 139) von allen anderen bekannten Formen vollständig abweicht. Die Arme sind in überaus zahlreiche Aeste getheilt, welche ihrer ganzen Länge nach miteinander verbunden und wohl durch Verwachsung der Fiederchen so miteinander verschmolzen sind, dass der ganze Armapparat fünf breite, netzförmige Blätter bildet, welche in geschlossenem Zustande wie die Blätter einer Knospe umeinander gerollt sind. In ausgebreitetem Zustande würden dieselben eine weite, flache Scheibe mit fünf tiefen, schmalen, lanzettlichen Einsenkungen zwischen den Radien bilden.

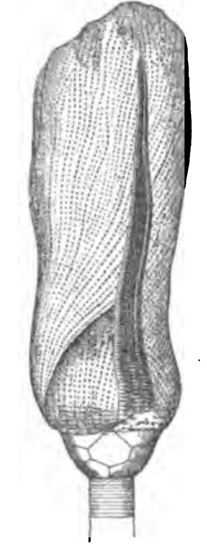


Fig. 139. *Crotalocrinus pulcher* aus gotländischem Obersilur, nach Angelin.

Beispiele der Epascocrinen.

Ehe wir uns den beiden grossen Hauptfamilien der Epascocrinen zuwenden, besprechen wir hier zwei sehr isolirte Typen, welche sich nirgends ganz naturgemäss anschliessen, von denen wir aber jedenfalls das mit Bestimmtheit sagen können, dass der Mund und die Ambulacra nicht unter der zusammenhängenden Kelchdecke lagen, und in diesem Hauptmerkmale schliessen sie sich demnach den Epascocrinen an.

Die eine Gattung, welche hier genannt werden soll, ist der sehr bekannte devonische *Cupressocrinus*. Ueber dem von fünf Nahrungscanälen durchsetzten

[1]) Schöne Reste von *Crotalocrinus* sind auch im englischen Obersilur gefunden worden.

Stiele erhebt sich die schwere, massige Krone, deren Kelch aus einer centralen Tafel,[1]) fünf Basalien und fünf Radialien ganz regelmässig fünfstrahlig ohne Dazwischentritt irgendwelcher Interradialien aufgebaut ist (vergl. Fig. 140). Mit den Radialien articuliren die fünf mächtigen Arme, welche aus wenigen grossen Platten starr zusammengesetzt sind, so dass diese letzteren nicht untereinander verschiebbar sind, sondern nur der Arm als Ganzes sich zu bewegen vermag. Von Kelchdecke ist nie eine Spur vorhanden, dagegen treten im Innern des Kelches höchst eigenthümliche Gebilde auf, deren Wesen noch ganz unklar ist; es ist das eine in der Mitte ringförmig durchbrochene Platte mit blattförmigen Anhängen in den fünf interradialen Ecken des Kelches, von welchen einer dem After entsprechend eine Durchbohrung zeigt (vergl. Fig. 140). Die Bedeutung dieses »Consolidationsapparates« ist noch sehr zweifelhaft; dass derselbe, wie man glaubte, nur zum Zwecke der Festigung des Kelches vorhanden sei, kann wohl kaum angenommen werden. Später wurde der Apparat als aus fünf interradial gelegenen Stücken zusammengesetzt geschildert und seine Theile als Oralstücke gedeutet, wogegen jedoch Wachsmuth und Springer einwenden, dass der Apparat nicht aus fünf interradialen Platten besteht. Allerdings ist das kein entscheidender Beweis, da eine nachträgliche Verwachsung eingetreten sein könnte,[2]) und überdies zeigen, um nur die neueren Publicationen zu nennen, die Abbildungen bei Schultze[3]) und auch die des in solchen Dingen überaus verlässigen Quenstedt[4]) die Nähte zwischen fünf interradialen Stücken in vollster Klarheit. H. Carpenter betrachtet den ganzen

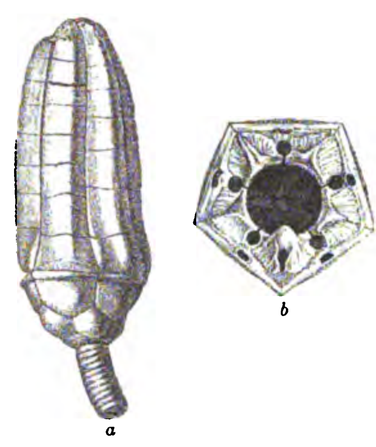


Fig. 140. *a Cupressocrinus elongatus*, vollständige Krone. *b Cupressocrinus crassus*, Consolidationsapparat. Aus dem mittleren Devon der Eifel, nach L. Schultze.

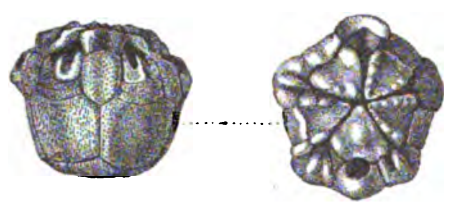


Fig. 141. *Coccocrinus rosaceus* aus dem mittleren Devon der Eifel, nach L. Schultze. Von der Seite und von oben.

[1]) Diese centrale Platte wird bald als erweitertes oberstes Stielglied, bald als aus der Verwachsung von fünf Infrabasalien entstanden gedeutet.

[2]) Revision, 1886, S. 111. — Das mir vorliegende Material von *Cupressocrinus* ist nicht ausreichend, um eine eigene Ansicht auszusprechen.

[3]) Monographie der Echinodermen des Eifler Kalkes. Denkschriften der Wiener Akademie, 1866, Bd. XXVI, Taf. I—III.

[4]) Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, Echinodermen, Bd. II.

Apparat nur als Platten für Muskelansätze, was wohl noch weiterer Prüfung bedarf.

Die Gattung *Coccocrinus* (Fig. 141), welche im oberen Silur und im Devon auftritt, zeigt im Baue des Kelches grosse Aehnlichkeit mit *Platycrinus* (vergl. oben S. 463), dagegen ist die Kelchdecke von derjenigen dieser Gattung und überhaupt aller Hypascocrinen vollständig verschieden, so dass alle Versuche, dieselben in Parallele zu bringen, vollständig gescheitert sind. Die Ventralseite ist zum grössten Theile von fünf grossen Oraltafeln eingenommen, welche vom Kelchrand durch einige kleine, interradial gelegene Stücke getrennt sind. Die Oralstücke berühren sich seitlich nicht, sie sind durch Furchen voneinander getrennt, welche bis ins Kelchinnere eindringen und an welchen nach oben ebenfalls keine deckenden Saumplättchen beobachtet worden sind. Es ist mehrfach die Frage erörtert worden, ob solche Deckplättchen vorhanden waren oder nicht. Eine durchaus sichere Entscheidung darüber ist natürlich nicht möglich, doch ist nach der eigenthümlich wulstig-höckerigen Beschaffenheit der Seitenränder an den Oraltafeln wenig Wahrscheinlichkeit für die ehemalige Anwesenheit solcher Plättchen vorhanden. Jedenfalls zeigt *Coccocrinus*, so wie er uns vorliegt, in der Bildung der Kelchdecke ganz überraschende Aehnlichkeit mit dem lebenden *Hyocrinus*.

Wir wenden uns zu den typischen Epascocrinen, welche wir in die beiden grossen Ordnungen der *Cyathocrinacea* und der *Pentacrinacea* zerlegen; diese beiden Gruppen zeigen allerdings in ihren extremen Vertretern sehr bedeutende Abweichungen, welche die Trennung vollständig rechtfertigen. Wenn wir aber versuchen, die Unterschiede in einer Diagnose festzuhalten, so erweist sich das als sehr schwierig und nahezu unmöglich, weil uns über die Beschaffenheit der Kelchdecke nur von verhältnissmässig wenigen Formen Näheres bekannt ist.

Wir wenden uns in erster Linie zu den Cyathocrinaceen, welche nach der jetzigen Auffassung vom Silur bis in die Trias reichen. Im Aufbaue des Kelches sind sie durch grosse Einfachheit charakterisirt; zwei fünfzählige Basalkränze und ein Radialkranz, dazu noch einige wenige anale Interradialstücke, die bei einzelnen Formen auch fehlen, bilden den ganzen Kelch; auf der Kelchdecke liegen die fünf Ambulacralfurchen, von festen Deckplättchen gegen oben abgeschlossen, und auch der Mund durchbohrt die Kelchdecke und liegt ebenfalls unter einer oberflächlichen Plättchenschicht, welche mit den Deckplättchen der Ambulacra in innigem Zusammenhange steht (Fig. 142). Sehr charakteristisch ist das Vorhandensein eines »Ventralsackes«, einer getäfelten, kegelförmigen, cylindrischen oder ballonförmigen Aussackung der Kelchdecke, welche in der Analregion steht; die Täfelchen dieses Ventralsackes tragen Poren von oft sehr auffallender Anordnung. An der Spitze des Organs befindet sich keine Afteröffnung, wie sie an der Proboscis der Sphäroidocrinaceen vorhanden ist,

sondern dieselbe scheint irgendwie seitlich an dem Ventralsacke zu liegen. Exemplare, an welchen dieses Organ im Zusammenhange mit den anderen Theilen der Ventralseite in klarer Weise erhalten ist, scheinen, wenn sie überhaupt gefunden worden sind, doch ganz ungemein selten zu sein, und so kommt es, dass man über deren Beziehungen im Einzelnen noch nicht hinreichend unterrichtet ist. Uebrigens scheint der Ventralsack keine ganz constante Eigenthümlichkeit der Cyathocrinaceen zu bilden, und ich kann die Gattung *Gasterocoma* nur als einen Angehörigen der Abtheilung mit reducirtem Sacke betrachten.

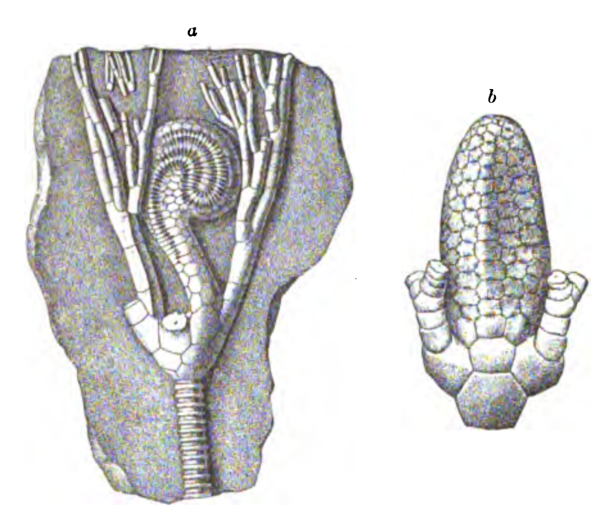


Fig. 142. a *Syciocrinus cucurbitaceus* mit Ventralsack. b Ventralsack von *Cyathocrinus longimanus*. Beide aus gotländischem Obersilur, nach Angelin.

Die Elemente, aus welchen sich die Cyathocrinaceen zusammensetzen, sind ziemlich mannigfacher Art; in erster Linie bringen Wachsmuth und Springer hieher eine Anzahl geologisch sehr alter Formen mit etwas abweichenden Merkmalen und mit nur einem Basalkranze, nämlich die Hybocriniden, die Heterocriniden und die Anomalocriniden, welche sie als Embryonaltypen der Cyathocrinaceen bezeichnen.[1]) Trotz mancher Eigenthümlichkeiten haben dieselben unzweifelhaft gewisse Aehnlichkeiten mit den Cyathocrinaceen im Habitus, im Fehlen von Interradialien und von mehr als einem Radialkranze, ferner in dem bei mehreren Gattungen nachgewiesenen Vorhandensein eines Ventralsackes. Trotzdem scheint mir eine Einreihung an dieser Stelle bedenklich, einerseits wegen der monocyklischen Basis, andererseits wegen unserer ausserordentlich geringen Bekanntschaft mit der Kelchdecke. Ja bei der einzigen Art aus dieser Gruppe, bei welcher dieselbe beschrieben worden ist, bei *Heterocrinus juvenis*, besteht sie ausser fünf Oraltafeln noch aus einer von diesen eingeschlossenen kleinen Centralplatte, was fast mit Sicherheit auf Verlauf der Ambulacra unter dem Deckengewölbe, also auf vollständige Verschiedenheit von den Cyathocrinaceen und vielleicht auf Verwandtschaft mit *Haplocrinus* schliessen lässt.

---

[1]) Revision, 1879, S. 285; 1886, S. 119.

Es wird hiedurch die wichtige Frage angeregt, ob etwa die Cyathocrinaceen von solchen Formen mit den Ambulacralgefässen unter dem Kelchgewölbe, mit anderen Worten, ob die Epascocrinen von Hypascocrinen abstammen; die Aehnlichkeit mit den Heterocrinen, wohl auch diejenige mit *Haplocrinus* würden dafür sprechen. Wir kennen ferner durch die Abbildungen von Angelin eine als *Cyathocrinus alutaceus* benannte Form aus dem schwedischen Silur, welche den Kelchbau von *Cyathocrinus* mit einem ganz geschlossenen Deckengewölbe verbindet, in welchem eine Centralplatte und sechs interradiale Proximaltafeln vorhanden sind, und es liegt sehr nahe, in dieser Art, welche den Typus einer neuen Gattung bilden muss, eines der erforderlichen Uebergangsglieder zwischen Hypascocrinen und Epascocrinen zu suchen; endlich lässt sich noch anführen, dass bei der *Antedon*-Larve die Ambulacralgefässe anfangs subtegminal unter den Oralstücken liegen und erst später frei werden. All' das spricht zu Gunsten einer derartigen Vermuthung, auf die wir später nochmals kurz zurückkommen werden.

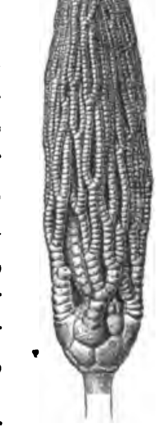


Fig. 143. *Cyathocrinus longimanus* aus gotländischem Obersilur, nach Angelin.

Den Typus der Cyathocrinaceen bildet die Familie der Cyathocriniden, als deren wichtigste Gattungen *Cyathocrinus*, (Fig. 143), *Gissocrinus, Lecythiocrinus, Barycrinus, Syciocrinus, Homocrinus, Euspirocrinus, Carabocrinus* u. s. w. zu nennen sind. Im Baue des Kelches sind sie durch das Vorhandensein nur einer Platte im Analinterradius ausgezeichnet, welche bis zum Basalkranz hinabreicht; die Arme haben keine Fiederchen, in der Kelchdecke spielen die mehrfach erwähnten fünf grossen Oraltafeln die Hauptrolle, und über deren Ränder und über die centrale Mundöffnung breiten sich die Deckplättchen. So charakteristisch aber auch diese Oraltafeln sind, so zeigen sie doch bei *Cyathocrinus* selbst Anzeichen ihres Zurücktretens, und damit finden wir einen Anhaltspunkt für die Annahme ihres Verschwindens bei derivirten Formen. Wachsmuth und Springer bilden ein höchst merkwürdiges Exemplar von *Cyathocrinus multibrachiatus* (Fig. 144) ab,[1]) bei welchem, wie sie zeigen, die Oraltafeln (»summit plates«) im Processe der Resorption begriffen sind und durch ein Pflaster kleiner Tafeln ersetzt werden. Diese Beobachtung ist von grosser Wichtigkeit, sie zeigt uns in der paläontologischen Entwicklung eines der Stadien auf dem Wege von der *Cyathocrinus*-Decke zur



Fig. 144. Kelchdecke von *Cyathocrinus multibrachiatus* aus amerikanischem Kohlenkalke, nach Wachsmuth und Springer.

[1]) Revision, 1885, Taf. IV, Fig. 6.

Pentacriniden- oder Comatulidendecke, eine Phase der Entwicklung, deren Stattfinden wir aus der individuellen Entwicklung der recenten Crinoiden geschlossen haben.

Eine zweite Familie, welche mit den Cyathocriniden wetteifern kann, bilden die Poteriocriniden, welche vom Silur an vorkommen, vor Allem aber im Kohlenkalke überaus grosse Verbreitung finden (*Poteriocrinus, Scaphiocrinus, Woodocrinus, Zeacrinus, Eupachycrinus, Graphiocrinus* u. s. w.). Sie haben im ganzen Habitus und auch in den meisten Punkten ihres Baues sehr viel Verwandtschaft mit den Cyathocriniden, unterscheiden sich aber durch das Vorhandensein von drei unsymmetrisch gelagerten Tafeln im Analinterradius, und die Arme sind mit Fiederchen versehen; ausserdem ist die Articulation zwischen Radialien und Brachialien eine verschiedene, indem die ersteren bei den Cyathocriniden eine hufeisenförmige Gelenkfacette tragen, bei den Poteriocriniden dagegen oben abgestutzt sind. Diese Merkmale gestatten bei der Mehrzahl der Formen eine sichere Trennung, nur bei den geologisch ältesten ist das nicht der Fall; hier verschwimmen die beiderlei Typen ineinander, so dass man wohl mit Bestimmtheit einen gemeinsamen Ursprung beider annehmen darf.

Ausser den gewöhnlich hervorgehobenen Abweichungen zwischen Cyathocriniden und Poteriocriniden ist aber wahrscheinlich noch ein anderer sehr erheblicher Unterschied vorhanden; man nimmt in der Regel an, dass bei den Poteriocrinen ebenfalls die fünf grossen Oraltafeln eine Hauptrolle spielen, allein gefunden hat man sie noch nie, wie Wachsmuth und Springer ausdrücklich hervorheben, während der sehr entwickelte Ventralsack ziemlich oft erhalten ist. Es wäre sehr seltsam, dass bei einer so überaus häufigen Formengruppe diese Platten sich nie erhalten hätten, wenn sie wie bei den Cyathocrinen beschaffen gewesen wären, und man darf daraus wohl schliessen, dass sie wenigstens bei den häufigen Vorkommnissen des Kohlenkalkes nicht oder nicht in derselben Weise vorhanden waren, dass ihre Resorption und die Ersetzung durch viele kleine Täfelchen entweder schon vollzogen oder doch ziemlich weit vorgeschritten war.

Von den Poteriocriniden führt eine Anzahl von Uebergangsgliedern zu der in der Trias überaus entwickelten Familie der Encriniden hinüber, welche von den Poteriocriniden namentlich durch schwache Entwicklung des inneren Basalkranzes und des Ventralsackes, sowie durch das Fehlen analer Interradialtafeln im Kelche ausgezeichnet ist. Bei *Cromyocrinus* und *Eupachycrinus* erinnert der ganze Bau schon sehr an die Encriniden, der Ventralsack ist schwach entwickelt, der Analinterradius noch kräftig ausgesprochen; wir haben es noch mit Poteriocriniden zu thun, die aber schon sehr an Encriniden erinnern. Bei *Ceriocrinus* ist der Analinterradius schon stark reducirt und hat nur mehr eine Tafel, welche bei *Erisocrinus* verschwunden ist, und hier sind auch die Infra-

basalia sehr klein.[1]) Dabei sind sich *Eupachycrinus, Ceriocrinus* und *Erisocrinus* so ähnlich, dass man manche ihrer Formen kaum der Art nach unterscheiden kann, wenn der Analinterradius nicht sichtbar ist. Auf der anderen Seite steht *Erisocrinus*, dessen Kelchdecke nicht bekannt ist, den Encrinen schon sehr nahe, und im Habitus nähert sich ihnen vielleicht noch mehr der namentlich im russischen Kohlenkalke vorkommende, neuerdings aber auch in Amerika aufgefundene *Stemmatocrinus* (Fig. 145), bei welchem jedoch statt des inneren Basalkranzes eine Centralplatte vorhanden ist.[2])

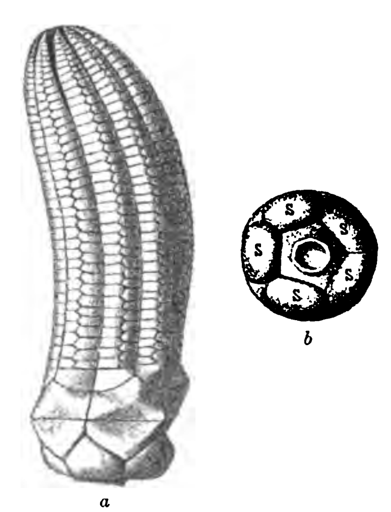


Fig. 145. *Stemmatocrinus cernuus* aus Moskauer Kohlenkalk, nach Trautschold. *a* Vollständige Krone, *b* Centraltafel und Basis (*s*).

Wir gelangen damit zu den Encriniden des Muschelkalkes und der oberen alpinen Trias, den bekanntesten unter allen Crinoiden, die wohl in allen Sammlungen durch gut erhaltene Kronen vertreten sind. Die Basis ist hier noch dicyklisch, aber der innere Basalkranz sehr klein und versteckt, darüber folgt der mässig grosse äussere Basalkranz und ein Radialkranz, und über diesem zwei einfache fünftheilige Kränze, welche der auftretenden Gelenkfläche halber meist als untere Armglieder gedeutet werden, äusserlich aber ganz die Gestalt von zwei Radialkränzen zeigen; die Glieder des oberen dieser Brachialkränze sind am oberen Rande dreieckig abgeschrägt und axillär für die Aufnahme von je zwei Armen, welche bei der Gattung *Encrinus* selbst anfangs einreihig, später zweireihig sind, während bei *Dadocrinus* nur eine Reihe von Kalkstücken auftritt. Die Zahl der Arme beträgt meist zehn, doch kann dieselbe auch bedeutend steigen, bis zu vierzig oder fünfzig (z. B. *Encrinus tessaracontadactylus* von St. Cassian). Der Stiel ist lang und meist gerundet und

---

[1]) Für die Fassung dieser Gattungen vergl.: Wachsmuth und Springer, Revision, 1886, S. 171 ff. — Vergl. ferner: Trautschold, Die Steinbrüche von Miatschkowa, Moskau 1871.

[2]) Da die Ansichten über die morphologische Bedeutung der Centralplatte überhaupt getheilt sind, so haben sich auch in diesem Falle Meinungsverschiedenheiten darüber erhoben, ob man es mit einer durch Verwachsung von fünf Infrabasalien entstandenen Tafel zu thun habe oder nicht. In dem vorliegenden Falle scheint mir die Entstehung durch Verwachsung ganz zweifellos, da bei allen Verwandten an der Stelle der Centralplatte von *Stemmatocrinus* fünf Infrabasalia stehen. Beiläufig aber sei bemerkt, dass ich dieses Ergebniss nicht unmittelbar auf alle Formen mit Centralplatte übertragen wissen möchte, da dieses Gebilde sehr wohl auf verschiedene Weise entstehen kann und z. B. bei gewissen Formen einem erweiterten obersten Stielgliede entsprechen mag. Es muss hier jeder einzelne Fall für sich geprüft werden.

besteht aus sehr zahlreichen Gliedern, welche von oben nach unten an Höhe abzunehmen pflegen und unter welchen sich gegen oben ein Wechsel kleinerer und grösserer Stücke einzustellen pflegt.

Die bekanntesten und häufigsten Formen dieser Familie werden in die Gattung *Encrinus*[1]) zusammengefasst, bei welcher der äussere Basalkranz ganz an die Unterseite des schüsselförmigen Kelches geschoben und grösstentheils vom Stiele verdeckt ist; die Arme sind, wie erwähnt, zweizeilig, die beiden unteren Brachialkränze bilden festgeschlossene Ringe. Hieher gehören ziemlich grosse, stattliche Formen, wie der bekannte *Encrinus liliiformis* (Fig. 146), ferner *E. Brahli, E. Carnalli, E. Schlotheimi* aus dem Muschelkalke, ferner *E. Cassianus* und *E. tessaracontadactylus* aus der oberen alpinen Trias von St. Cassian. Von diesen typischen Encrinen trennte H. v. Meyer schon vor langer Zeit den kleinen *Encrinus gracilis* aus dem unteren Muschelkalke (Wellenkalke) unter dem Namen *Dadocrinus*, und neuerdings ist diese lange unberücksichtigt gebliebene Gattung wieder aufgenommen worden. In der That unterscheidet sich *Dadocrinus* recht deutlich durch birnförmigen und dadurch an manche Poteriocrinen erinnernden Kelch, an welchem die oberen Basalia deutlich hervortreten. Auch die Stellung der Pinnulae weicht von *Encrinus* ab, und ebenso der Stiel, welcher wenigstens bei grösseren Exemplaren im obersten Theile fünfeckig ist. Endlich sind die sogenannten Brachialia (Radialia zweiter und dritter Ordnung mancher Autoren) schmäler als die Glieder des Radialkranzes, und bei relativ grossen Exemplaren ist beobachtet worden, dass einige interradial gelegene Plättchen, die mit dem ventralen Perisom im Zusammenhange stehen, sich zwischen die Brachialia einschieben.

Fig. 146. *Encrinus liliiformis* aus dem Muschelkalke, nach Quenstedt.

Damit gelangen wir zu den wichtigen Beobachtungen von R. Wagner[2]) über die Kelchdecke einer zweiten *Dadocrinus*-Art, des *Dadocrinus Wagneri*.[3])

---

[1]) Das grundlegende Werk über *Encrinus* ist: Beyrich, Ueber die Crinoiden des Muschelkalkes. Abhandlungen der Berliner Akademie, 1857. — Die Angaben über Kelchdecke u. s. w. vergl. oben S. 445. — Von sonstiger Literatur aus neuester Zeit vergl.: A. v. Koenen, Beitrag zur Kenntniss der Crinoiden des Muschelkalkes. Abhandlungen der kgl. Gesellschaft der Wissenschaften in Göttingen, Bd. XXXIV. — Eck, Bemerkungen über einige *Encrinus*-Arten. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1887, S. 540. — In den hier angeführten Werken ist auch die ganze frühere Literatur zu finden.

[2]) Vergl. oben S. 445.

[3]) Benecke, Neues Jahrbuch für Mineralogie u. s. w., 1887, Bd. I, S. —378—.

Wie oben geschildert, findet sich hier eine etwas bewegliche, getäfelte Decke, deren erhaltener Rest wohl nur als ein in Folge der nicht ganz festen Beschaffenheit in sich zusammengesunkener Ventralsack gedeutet werden kann.

Diese zuletzt genannte Art, *Dadocrinus Wagneri,* ist noch durch andere Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet, nämlich durch das deutliche Hervortreten der Infrabasalia und durch das Auftreten seitlicher Ranken oder Cirren an einem Theile des Stieles, und sie zeigt dadurch Annäherung an eine eigenthümliche, in neuerer Zeit von Picard aus dem Schaumkalke beschriebene Form, *Encrinus Beyrichi,*[1]) welche A. v. Koenen zu *Dadocrinus* stellt, während Wachsmuth und Springer dieselbe zum Typus einer neuen Gattung, *Holocrinus,* machen.[2]) Bei dieser Form ist der ganze Stiel aus fünfeckigen Gliedern zusammengesetzt und trägt zahlreiche Cirren.

Während sich die Encriniden eng an die Poteriocriniden anschliessen, fehlt es an sehr nahen Beziehungen zu den geologisch jüngeren Formen, welche wir unter dem Namen der *Pentacrinacea* zusammengefasst haben, und dies rechtfertigt die Anreihung der Encrinen an die Cyathocrinaceen vollständig; ganz besonders stellt sich *Encrinus* den jüngeren Typen fremd gegenüber, dagegen gilt das nicht in demselben Maasse für *Dadocrinus,* der, wie A. v. Koenen hervorhebt, entschiedene Anklänge an die jurassischen Millericrinen zeigt,[3]) während der Stiel von *Dadocrinus Beyrichi* an *Pentacrinus* erinnert. Vor Allem lässt sich nicht verkennen, dass die Entwicklung der bald als Brachialien,

---

[1]) K. Picard, Ueber eine neue Crinoidenart aus dem Muschelkalke der Hainleite bei Sondershausen. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1883, S. 199. — A. v. Koenen a. a. O.

[2]) Revision, 1886, S. 138. — Die Gattung *Holocrinus* wird namentlich durch die Form der Basalia und Radialia, nächstdem durch die Beschaffenheit des Stieles charakterisirt: »Dorsal cup . . . constricted above the basals. Basals large forming an almost solid body, without underbasals. Radials very small, almost quadrangular, supporting three or four narrow brachials . . .« Auf Grund dieser Entwicklung stellen Wachsmuth und Springer die Gattung nicht zu den Encriniden, sondern vereinigen sie mit der carbonischen Gattung *Belemnocrinus* zu einer Familie der Belemnocriniden, welcher sie Beziehungen zu manchen Pentacrinaceen zuzuschreiben geneigt scheinen. Mit Recht hebt aber dagegen A. v. Koenen a. a. O. hervor, dass der Kelch des einzigen Exemplars von *Encrinus Beyrichi* stark von Rankenbruchstücken verdeckt ist und seine Zusammensetzung nicht sicher beobachtet werden kann. Auch Picard hat dies betont. Unter diesen Umständen ist die Stellung von *Encrinus Beyrichi* überhaupt noch nicht sicher festzustellen, ein hinreichender Grund für die Annahme näherer Verwandtschaft mit *Belemnocrinus* ist aber nicht vorhanden, und die wahrscheinlichste Deutung ist immerhin, dass man es mit einem *Dadocrinus* zu thun habe. Allerdings ist die Beschaffenheit des Stieles eine abweichende und erinnert sehr an *Pentacrinus,* doch sind die Anfänge zu dieser Bildung, wie oben erwähnt, auch bei *Dadocrinus Wagneri* schon vorhanden. Gegen die Einreihung von *Encrinus Beyrichi* bei *Pentacrinus* spricht die Form der ungegabelten Arme.

[3]) Neues Jahrbuch, 1887, Bd. II, S. 86.

bald als Radialien zweiter und dritter Ordnung bezeichneten Stücke bei den Encriniden zwischen der Entwicklung der entsprechenden Theile bei den Poteriocriniden und derjenigen bei den Apiocriniden die Mitte hält.

Eine erste sehr wichtige Abtheilung der Pentacrinaceen bilden die eigentlichen Pentacriniden, welche nach einigen unvollkommenen Resten schon in der Trias vorhanden scheinen, dann aber im Jura ganz wunderbare Entwicklung finden; hier treten die Arten dieser Familie in einer Grösse und Schönheit auf, welche keine zweite Crinoidenform sonst erreicht, und zwar in einer Zeit, in welcher die ganze Classe an Formenmannigfaltigkeit schon sehr stark abgenommen hat. In Kreide und Tertiär finden sich die Pentacrinen in abnehmender Zahl vor, sie sind aber noch in der Jetztzeit, namentlich in der Tiefsee, durch eine Anzahl stattlicher Arten vertreten, welche neuerdings durch H. Carpenter sehr eingehend dargestellt worden sind.[1])



Fig. 147. *Pentacrinus Briaroides* aus dem Lias, nach Goldfuss.

Bei den Pentacrinen ist der Stiel fünfeckig oder fünfzackig, sternförmig, seltener rundlich *(Balanocrinus)*, die Gelenkflächen mit einer zierlichen fünfblättrigen Rosettenzeichnung geschmückt, die Seiten mit zahlreichen Seitenranken oder Cirren versehen (Fig. 147). Bei manchen Formen ist derselbe kurz, bei anderen erreicht er eine ganz ungeheure Länge; er heftet sich bei vielen unten an einen festen Körper, an einen Stein, ein Stück Treibholz u. s. w., bei anderen dagegen verjüngt er sich nach unten und endet ganz spitz, so dass eine Fixirung nicht stattfindet. Der Kelch ist verhältnissmässig sehr klein und besteht nur aus einem Basalkranze und aus einem Radialkranze von je fünf Stücken, wozu sich bei einigen geologisch älteren Arten ein sehr schwacher unterer Basalkranz gesellt *(Extracrinus)*. Ueber den Radialien folgen zwei weitere fünfzählige Kränze, welche ebenso wie bei *Encrinus* bald als Brachialien, bald als Radialien zweiter und dritter Ordnung angesprochen werden. Die Tafeln des äusseren Kranzes sind axillär für je zwei der zehn meist riesig entwickelten Arme; jeder von diesen theilt sich wiederholt und sendet Seitenäste oft in ungeheurer Menge aus, so dass bei den grössten Exemplaren bis zu 1400 Endäste vorhanden sind. Da nun

[1]) Challenger-Bericht.

alle diese wieder zahllose, selbst aus einer Menge von Kalkstückchen bestehende Fiederchen tragen, so kann man die anfangs ganz unglaublich scheinende Rechnung Quenstedt's begreiflich und richtig finden, nach welcher die gewaltigsten Exemplare von *Pentacrinus* aus etwa fünf Millionen einzelner Kalkplättchen bestehen.

Was die Bildung der Kelchdecke anlangt, so hat man schon mehrfach bei fossilen Exemplaren kleine Theile einer solchen gefunden. Einigermassen vollständig ist dieselbe aber bisher, wie oben erwähnt, nur bei einem einzigen Exemplar von *Pentacrinus Briareus* aus dem englischen Lias entdeckt worden, welches Buckland vor mehr als fünfzig Jahren abgebildet hat. Die Abbildung, die allerdings etwas schematisch gehalten scheint, zeigt eine kräftig getäfelte, konische Decke, an deren etwas zugespitztem Ende eine Oeffnung (After?) gezeichnet ist, doch handelt es sich dabei vermuthlich um eine zufällige Verletzung des Fossils. Wir haben es offenbar mit einem wohlentwickelten Ventralsacke zu thun. Von Mund ist keine Spur zu sehen, derselbe dürfte unter der Decke gelegen haben, und dasselbe muss dann auch mit den Ambulacralfurchen der Fall gewesen sein; vermuthlich waren überdies gesonderte Deckplättchen vorhanden, welche allerdings in der Zeichnung nicht angegeben sind. Wie sich das übrigens auch verhalten mag, jedenfalls hat dieser liasische *Pentacrinus* in der Kelchdecke mehr Aehnlichkeit mit den paläozoischen Poteriocriniden als mit den lebenden Arten der Gattung *Pentacrinus.* Bei diesen ist bekanntlich die Kelchdecke weich und häutig mit eingelagerten Kalkplättchen, Mund und Ambulacralfurchen sind oberflächlich, die letzteren von beweglichen Saumplättchen eingefasst. Jedenfalls wird seinerzeit, wenn einmal mehr von der Kelchdeckenentwicklung fossiler Formen bekannt sein wird, die ganze Menge der Pentacrinen nach derartigen Merkmalen in eine Anzahl von Gattungen zerlegt werden müssen, da natürlich Formen mit so abweichend gebildeter Ventralseite nicht in einer und derselben Sippe belassen werden können. Vorläufig ist zu einer solchen Scheidung unser Wissen noch zu beschränkt; wir können den Gegensatz, welcher zwischen *Pentacrinus Briareus* und den lebenden Formen in den geschilderten Verhältnissen herrscht, mit demjenigen vergleichen, welchen wir ebenfalls bei sehr grosser Aehnlichkeit in allen anderen Merkmalen zwischen *Cyathocrinus alutaceus* und den echten Cyathocrinen vorfinden.[1])

Die gewaltigste Entwicklung erreichen die Pentacrinen im Lias. Die bituminösen Schiefer, welche im oberen Lias Württembergs auftreten (Posidonomyenschiefer) und namentlich durch ihren Reichthum an wohlerhaltenen Resten gewaltiger Saurier und schmelzschuppiger Fische berühmt geworden sind, haben auch die herrlichsten Reste dieser Riesen unter den Echinodermen geliefert. In der Nähe von Reutlingen wird oder wurde das Gestein in grossem Maassstabe

[1]) Vergl. oben S. 451.

gebrochen, um aus demselben Petroleum zu destilliren, und dabei wurde die Art und Weise des Vorkommens dieser Thiere genau beobachtet. In zahlloser Menge liegen die Exemplare mit ineinander verflochtenen Stielen neben und übereinander, und da die Stengel von der Krone nach unten immer dünner werden, so waren sie aller Wahrscheinlichkeit nach nicht festgewachsen, sondern lagen lose im Schlamme des Meeresbodens. Von hier stammt jene wunderbare Schieferplatte von fast acht Meter Länge und über fünf Meter Breite in der Tübinger Universitätssammlung, welche Quenstedt als »Schwabens Medusenhaupt« beschrieben hat.[1]) Sie umfasst einen Theil einer grossen Zahl von Individuen, welche zu Hunderten mit den Stielen verflochten waren, und namentlich tritt eine Gruppe von 24 Individuen hervor, bei deren grösstem der erhaltene Theil des Stieles eine Länge von 53 Fuss (etwa 17 Meter) misst, während die Kronen mit ausgebreiteten Armen einen Durchmesser von mehr als einem Meter zeigen. Im unteren Theile liegen die Stiele der 24 Exemplare zu einem dichten Bündel zusammengeschlungen, während sie nach oben frei werden und sich in mannigfaltigen Schlingungen und Windungen ausbreiten.

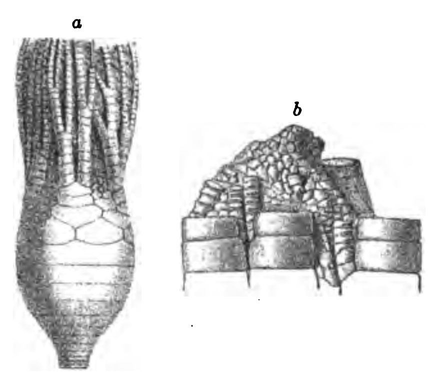


Fig. 148. *Apiocrinus Royssianus* aus dem oberen Jura von La Rochelle. *a* Vollständige Krone, nach d'Orbigny. *b* Ventralsack, nach Loriol.

Eine zweite Familie, welche namentlich im Jura und Kreide grosse Bedeutung erlangt, bilden die Apiocriniden mit den Gattungen *Apiocrinus* (Fig. 148) und *Millericrinus*, welche, wie oben bemerkt, gewisse Beziehungen zu *Dadocrinus* erkennen lassen. Der Kelch ist bei diesen Formen mächtig entwickelt und regulär gebaut, mit einem stark ausgebildeten Basalkranze und drei Radialkränzen von je fünf Stücken; bei einzelnen Arten sind zwischen den Gliedern der Basis Rudimente einer Infrabasis gefunden worden. Unter der Basis findet sich ein grosses Centrodorsalstück, das auf seiner Oberfläche Rippen, den Fugen der Basalstücke entsprechend, trägt und bisweilen Spuren von Nähten zeigt; man könnte danach geneigt sein, diese Platte als aus der Verwachsung von fünf Infrabasalstücken entstanden zu deuten, doch ist diese Auffassung mit dem Vorkommen von Rudimenten eines wirklichen unteren Basalkranzes im Widerspruch.

In einzelnen Fällen stellen sich sehr eigenthümliche Verhältnisse ein; so scheint aus den Beobachtungen von H. Carpenter über *Millericrinus*

[1]) Quenstedt, Schwabens Medusenhaupt, 1868.

Pratti[1]) hervorzugehen, dass wenigstens bei dieser Art die Infrabasalien mit einem oder mehreren Stielgliedern zur centrodorsalen Platte verwachsen, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass es sich auch bei anderen Arten ebenso verhalte.

Noch nach einer andern Richtung zeigt die ebengenannte Art *Millericrinus Pratti* höchst merkwürdige Verhältnisse. Diese Form des mittleren Jura (Grossoolith), welche namentlich in der Nähe von Bath in früherer Zeit mehrfach gefunden wurde, zeigt die auffallendsten Unterschiede in der Entwicklung des Stieles; bei einem Exemplar ist derselbe bei 50 Mm. Länge und einer Zahl von 70 Gliedern noch nicht bis ans Ende erhalten, bei anderen wird er kürzer und das untere Ende ist gerundet, das Thier also nicht festgewachsen, durch allmälige Uebergänge gelangt man zu Individuen mit nur fünf, dann mit nur zwei Stielgliedern, und endlich zu solchen, bei welchen die Centrodorsalplatte gegen unten abgerundet ist und überhaupt keine Ansatzstelle für einen Stiel zeigt. Wir sehen daraus, dass Vorhandensein oder Fehlen eines Stieles durchaus kein fundamentales Merkmal darstellt, dass im Gegentheile Exemplare mit und ohne solchen sich uns als Varietäten einer und derselben Art darstellen.

Nach unten ist die Centralplatte bei den normalen Apiocriniden manchmal scharf gegen den Stiel abgesetzt, weit häufiger aber findet das Gegentheil statt, indem die obersten Stielglieder stark an Breite zunehmen und so dem äusseren Umrisse nach schon zum Kelche zu gehören scheinen und dieser ganz allmälig in den Stiel übergeht. Der Stiel ist bei den typischen Formen sehr stark, aus sehr grossen Gliedern mit ziemlich weitem Nahrungscanal zusammengesetzt. Die Arme sind bei Weitem nicht so stark als bei den Pentacriniden, aber immerhin ganz kräftig entwickelt, einreihig und gegabelt.

Bei manchen Formen von *Apiocrinus* hatte man schon seit längerer Zeit bemerkt, dass zwischen die Radialglieder wie bei paläozoischen Crinoiden oder wie bei *Dadocrinus* einzelne interradial gelagerte Platten eintreten, welche mit der ventralen Kelchdecke in Zusammenhang zu stehen schienen, und auch von dieser waren einzelne Stücke beobachtet worden; erst in neuerer Zeit gelang es aber P. de Loriol, an einem Exemplare von *Apiocrinus Royssianus* aus dem oberen Jura von La Rochelle in Frankreich dieses Organ in einiger Vollständigkeit nachzuweisen.[2]) Wir haben es auch hier mit einem etwas biegsamen, getäfelten Ventralsack zu thun, welcher bei dem untersuchten Stücke etwas in sich zusammengesunken war. Von oberflächlichem Mund oder Ambulacralfurchen war keine Spur zu sehen.

Nahe mit den Apiocriniden verwandt ist die neuerdings von Loriol[3]) unterschiedene Familie der Bourguetocriniden, welche fossil nur sehr schwach

---

[1]) On some new or little-known jurassic Crinoids. Quart. Journ. Geol. Soc., 1882, pag. 29.

[2]) Vergl. oben S. 445.

[3]) Loriol, Paléontologie française, terrains jurassiques, Crinoides.



durch die Gattungen *Bourguetocrinus* und *Conocrinus* vertreten ist, aber für die Tiefseefauna der Jetztwelt zwei der wichtigsten Sippen, *Conocrinus (Rhizocrinus)* und *Bathycrinus,* geliefert hat. Auch die kleine in Jura und Kreide verbreitete Familie der Eugeniacriniden, mit den Gattungen *Eugeniacrinus, Phyllocrinus, Tetracrinus,* dürfte nur stark reducirte Nebenformen der Apiocriniden umfassen; der Stiel besteht aus wenigen langen Gliedern, der Kelch ist auf fünf Radialia und winzige Spuren von Basalien beschränkt. Darüber folgen fünf Brachialia und dann die zehn auf wenige Glieder beschränkten ungetheilten Arme; bei der seltsam gebildeten Gattung *Eugeniacrinus* wölben sich die Brachialien in der Mitte zusammen und bilden eine eigenthümlich laternenartig geschlossene Kapsel. Bei *Phyllocrinus* nimmt der Kelch eine gewisse äussere Aehnlichkeit mit den paläozoischen Blastoiden an, zu denen auch die Gattung in der Regel gestellt wurde, bis Zittel ihre wahre Stellung erkannte.[1])

Bei all' den bisher erwähnten Formen der Pentacrinaceen ist die Kelchdecke, soweit sie bekannt ist, weich und mit zahlreichen kleinen Kalkstückchen versehen, und in diesem Merkmale schliesst sich ihnen die grosse Familie der ungestielten Comatuliden mit den Gattungen *Antedon (Comatula), Solanocrinus, Actinometra* u. s. w. an. Diese Gruppe kann zuerst im Jura nachgewiesen werden und kommt von da an ziemlich spärlich in allen späteren Formationen vor, in den heutigen Meeren aber ist dieselbe unter allen Crinoiden weitaus am meisten vertreten; sie umfasst eine sehr bedeutende Artenzahl, und da die Thiere wenigstens zum Theile seichtes Wasser bewohnen, so sind sie auch die einzigen Vertreter ihrer Classe, von welchen Jugendexemplare stets leicht untersucht werden können und von welchen daher die individuelle Entwicklung näher bekannt ist. Beim erwachsenen Thiere besteht der Kelch aus einer kräftig entwickelten, mit Ranken versehenen Centralplatte, fünf häufig verkümmerten Basalien und fünf Radialien, an welche die wohl entwickelten Arme, fünf bis zwanzig und mehr an Zahl, sich anschliessen.

Das grösste Interesse bietet die individuelle Entwicklung der Comatuliden, wie sie an den lebenden Arten beobachtet wurde, und die für die Beurtheilung der ganzen Classe und ihrer Stammesgeschichte von unschätzbarem Werthe ist. Schon vor ziemlich langer Zeit wurde an der irischen Küste ein winziger gestielter Crinoide gefunden, der einem *Pentacrinus* ähnlich war und als *Pentacrinus europaeus* beschrieben wurde. Wenige Jahre später zeigte J. V. Thomson, dass man es hier nicht mit einem vollständig entwickelten Thiere in seiner endgiltigen Gestalt zu thun habe, sondern mit einem Larvenstadium von *Antedon,* und dass die Comatuliden in der Jugend gestielt sind, später aber ihren Stiel verlassen und sich frei umherbewegen, eine Erscheinung, welche mit Bestimmtheit auf die Abstammung von einer gestielten Form hinweist.

---

[1]) Zittel, Die Fauna der älteren cephalopodenführenden Tithonbildungen.

Wir gehen hier für den Augenblick nicht näher auf die Einzelheiten der Jugendentwicklung von *Antedon* ein, da wir uns später, bei Besprechung der Verwandtschaft der Crinoiden mit anderen Echinodermen, noch eingehend mit diesem Gegenstande beschäftigen müssen. Hier mögen nur diejenigen Punkte hervorgehoben werden, welche von Wichtigkeit für die Beurtheilung der Frage sind, ob die geologisch alten Formen der Crinoiden den jüngeren gegenüber sich als Embryonaltypen verhalten. In der That stellt sich in gewissen Punkten ein solches Verhältniss heraus; bei dem jungen *Antedon* liegen die Ambulacra in einem gewissen Stadium subtegminal wie bei paläozoischen Hypascocrinen, sie werden von fünf mächtig entwickelten Oraltafeln bedeckt und man kann sie nun speciell mit dem oben geschilderten *Haplocrinus* vergleichen. Auch eine unsymmetrische Platte im Analinterradius ist angedeutet. In diesen beiden Punkten zeigen allerdings die paläozoischen Crinoiden den lebenden gegenüber embryonalen Charakter. In allen anderen Merkmalen aber ist nichts Derartiges zu bemerken, und mit Recht hebt H. Carpenter hervor, dass es gewagt wäre, die ganze Menge der überaus mannigfaltigen paläozoischen Crinoiden mit ihrer reichen Kelchentwicklung, mit der oft ausserordentlich verwickelten Ventraldecke, insgesammt als Embryonaltypen unserer verhältnissmässig ärmlichen recenten Crinoidenfauna betrachten zu wollen.

Neben den bisher beschriebenen Formen mit weicher Kelchdecke treten noch in der Jetztwelt einige Gattungen mit fünf grossen Oraltafeln auf der Ventralseite auf, die wir wenigstens vorläufig den Pentacrinaceen zurechnen, wegen der Uebereinstimmung, welche *Hyocrinus* mit den Bourguetocriniden, *Thaumatocrinus* mit den Comatuliden zeigt; wir können diese Formen als embryonale Hemmungsbildungen betrachten.

Es sind in der Jetztwelt nur drei Gattungen, welche in ausgewachsenem Zustande fünf grosse Oraltafeln zeigen, nämlich der gestielte *Hyocrinus*, der festgewachsene *Holopus* und der freilebende *Thaumatocrinus*, von denen allen schon bei einer früheren Gelegenheit die Rede war. Erwachsene fossile Formen mit fünf grossen Oraltafeln kennen wir aus nachpaläozoischer Zeit nicht, wohl aber finden sich einige Gattungen, deren Kelchdecke nicht näher bekannt ist, welche aber mit *Hyocrinus* und *Holopus* so viele Aehnlichkeit haben, dass man wohl auch Uebereinstimmung in diesem Merkmale voraussetzen darf. So werden an *Holopus* die beiden unvollständig gekannten Sippen *Cotylederma* aus dem Jura und *Cyathidium* aus Kreide und Eocän angeschlossen,[1]) während der oberjurassische *Plicatocrinus*[2]) Beziehungen zu *Hyocrinus* erkennen lässt.

[1]) Sehr auffallende äussere Aehnlichkeit mit *Holopus* zeigt der kleine von H. v. Meyer beschriebene *Calathocrinus* aus dem oberschlesischen Muschelkalke (Palaeontographica, vol. I, pag. 265), doch ist das Exemplar zu dürftig erhalten, um einen bestimmten Schluss zu gestatten.

[2]) Zittel, Ueber *Plicatocrinus*. Sitzungsberichte der Münchener Akademie, math.-phys. Classe, 1882, Bd. I.

Hier mögen auch einige Bemerkungen über die noch ziemlich räthselhafte Gattung *Saccocoma* aus dem oberjurassischen lithographischen Schiefer von Solenhofen Platz finden, welche als der Typus einer selbstständigen, den sogenannten Tessellaten und Articulaten gleichwerthigen Ordnung der Costaten betrachtet worden ist, während man andererseits in der Bildung der an ihren Enden eingerollten Arme Beziehungen zu den Euryaliden finden zu können glaubte. Es gehören hierher kleine ungestielte Formen mit ballonförmigem, oben eingeschnürtem Kelche, welcher aus fünf grossen, verwachsenen Radialien und einem winzigen Basalstücke bestehen. Die Kelchdecke wird von fünf grossen Oralstücken gebildet. Die fünf Arme sind sehr dünn und spalten sich ganz in der Nähe des Kelches in je zwei grosse Aeste, welche statt der Pinnulae dornförmige ungegliederte Fortsätze tragen. Etwas über der halben Länge der zehn Aeste entspringen sehr feine, fadenförmige Seitenäste mit langen, dünnen Gliedern, und dieser ganze Theil der Arme ist meist spiralig in sich aufgerollt.

Wohl die bemerkenswertheste Eigenthümlichkeit von *Saccocoma* bildet aber die Structur des Skeletes, welches nicht aus festen Platten besteht, sondern eine ziemlich lose, netzförmige Structur zeigt, wie das bei keinem ausgewachsenen Crinoiden, sondern nur bei den Larven der Comatuliden vorkömmt. Durch diesen Umstand werden wir wohl auch zu der richtigen Deutung von *Saccocoma* geführt, welches gewiss nur eine unvollständig entwickelte Jugendform irgend eines andern Crinoiden darstellt. Es wurde dagegen eingewendet, dass die Comatuliden des lithographischen Schiefers, an welche man hiebei immer dachte, ganz abweichenden Bau zeigen; seither ist man jedoch durch Zittel näher mit der Gattung *Plicatocrinus* bekannt geworden, welche im Baue des Kelches, der Arme und namentlich der sehr auffallend gebildeten Pinnulae viele Uebereinstimmung mit *Saccocoma* zeigt. Allerdings wird angenommen, dass *Plicatocrinus* gestielt gewesen sei, und wenn sich dies bestätigt, so könnte *Saccocoma* nicht hierher gehören, es müsste als die Larve einer *Plicatocrinus*-ähnlichen, aber ungestielten Form betrachtet werden, welche in erwachsenem Zustande noch nicht bekannt ist. Von irgend welcher Verwandtschaft mit den Euryaliden kann, wie ich glaube, nicht die Rede sein.

Zum Schlusse mögen noch zwei sehr seltsame ungestielte Crinoiden der oberen Kreide angeführt werden, die wir hier im Anschlusse an die Pentacrinaceen betrachten, welche aber wohl schwerlich zu diesen gehören und überhaupt noch nicht mit Sicherheit im Systeme untergebracht werden können; es sind das *Marsupites* und *Uintacrinus*. *Marsupites* (Fig. 149) ist eine im Senon sehr verbreitete Gattung, deren geräumiger halbkugeliger Kelch aus hohen und dünnen Tafeln zusammengesetzt ist, wie bei paläozoischen Formen. Sehr auffallend und einzig unter allen Crinoiden ist die Zusammensetzung des Kelches, indem ausser zwei sehr grossen fünfzähligen Basalkränzen noch eine umfangreiche Centralplatte vorhanden ist, also im Ganzen die reichste Gliederung der

Basis, die wir bei Crinoiden überhaupt kennen und die sich in annähernd ähnlicher, aber nicht so wohl ausgebildeter Weise bei *Agassizocrinus (Astylocrinus)* aus dem oberen Kohlenkalk von Nordamerika wiederholt. Ueber dem äusseren Basalkranze folgen fünf Radialia, welche die schwachen gegabelten, nur unvollständig bekannten Arme tragen. Interradialia sind nicht vorhanden. Bei einzelnen Exemplaren hat man auch Reste einer kleingetäfelten Kelchdecke gefunden, an welcher man einen Ventralsack zu erkennen glaubt.



Fig. 149. *Marsupites ornatus* aus englischer Kreide, nach Bronn. *b* Centralplatte, *c* innerer Basalkranz, *c'* äusserer Basalkranz, *d* Radialkranz.

Marsupites ist ein überaus selbstständiger Typus, der nach keiner Seite hin ausgesprochene Verwandtschaft zeigt. Aehnlichkeit tritt am ehesten noch mit dem eben genannten carbonischen *Agassizocrinus* hervor, einem übrigens selbst wieder ziemlich isolirten Typus, der von Wachsmuth und Springer in die Nähe von *Belemnocrinus* zu den Cyathocrinaceen gestellt wird. Ob aber zwischen *Agassizocrinus* und *Marsupites* mehr als oberflächliche äussere Aehnlichkeit herrscht, ist wohl heute nicht zu entscheiden.



Fig. 150. *Uintacrinus Westphalicus* aus oberer Kreide Westphalens, nach C. Schlüter.

Kaum weniger isolirt als *Marsupites* steht unter den mesozoischen Crinoiden die Gattung *Uintacrinus* (Fig. 150) da, welche von Grinnell aus der oberen Kreide des westlichen Nordamerika beschrieben und später in der westphälischen Kreide von Schlüter aufgefunden und eingehend dargestellt wurde.[1]) In erster Linie ist die Gattung durch eine so reichliche Täfelung des Kelches ausgezeichnet, wie wir sie unter allen Crinoiden nur bei den Ichthyocrinaceen und den Sphäroidocrinaceen kennen. Zu unterst steht eine kleine centrale Platte, über der sich fünf Basalia und drei Radialkränze erheben, deren Stücke durch sehr entwickelte Interradialia voneinander getrennt sind; höher folgen über den Radialien noch Distichalia und Interdistichalia, so dass die Bildung an die am reichsten entwickelten Ichthyocrinaceen erinnert. Die zehn einzeiligen Arme sind nicht scharf vom Kelche geschieden, die Kelchdecke unbekannt.

Man hat allerdings gegen eine solche Auffassung einzuwenden gesucht, dass wenigstens die oberen unter den überzähligen Tafeln nur umgewandelte Pinnulae darstellen, aber Schlüter hebt dagegen mit Recht hervor, dass diese Platten keine Durchbohrung zeigen, wie sie sie als Pinnulae aufweisen müssten; überdies ist die ganze Bildung derjenigen bei den Ichthyocriniden zu ähnlich,

[1]) Schlüter, Ueber einige astylide Crinoiden. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1878, S. 28.

als dass man eine vollständig abweichende Entstehung für wahrscheinlich halten könnte. Ueberhaupt lässt sich *Uintacrinus* unter allen Formen einzig nur mit den Ichthyocriniden vergleichen, und wenn auch das geologische Vorkommen durchaus nicht dafür spricht, so ist doch immerhin noch die wahrscheinlichste Deutung, dass *Uintacrinus* einen letzten Ausläufer der genannten Familie darstellt.

In raschem Ueberblicke wurden in einigen der wichtigsten Beispiele die Typen der fossilen Crinoiden vorgeführt, und wir müssen uns nun fragen, welche Ergebnisse für die Stammesgeschichte und den genetischen Zusammenhang der einzelnen Abtheilungen sich zeigen. Aus der bisherigen Darstellung geht mit ziemlicher Klarheit hervor, dass innerhalb der grossen Abtheilung der Epascocrinen die Verhältnisse wenigstens in ihren Hauptzügen eine allmälige Entwicklung erkennen lassen, von Formen mit fünf Oraltafeln und über denselben fest zusammengefügten Decktäfelchen zu den Pentacrinaceen mit offen liegendem Munde und Ambulacralfurchen.

Schwieriger gestalten sich die Verhältnisse bei den Hypascocrinen; ein Zusammenhang zwischen Ichthyocrinaceen und Sphäroidocrinaceen kann hier vorläufig nicht nachgewiesen werden, und man kann höchstens die Vermuthung aufstellen, dass die Haplocrinaceen, als bei gleichem Grundplane weit einfacher gebaute Formen, ein ursprünglicheres Stadium darstellen als die Späroidocrinaceen.

Was den Zusammenhang zwischen Epascocrinen und Hypascocrinen anlangt, so haben wir Thatsachen von Wichtigkeit kennen gelernt, welche darauf hinweisen, dass die Epascocrinen von Formen abstammen, bei welchen Mund und Ambulacra unter der gewölbten Kelchdecke liegen, und dass die Cyathocrinen auf Formen zurückgehen, welche den Kelchdeckentypus der Sphäroidocrinaceen oder von *Symbathocrinus* zeigen. Andererseits zeigen gerade die Uebergangstypen zwischen Cystideen und Crinoiden, namentlich *Porocrinus*, ferner *Hybocystites* in der Kelchbildung ausgesprochene Aehnlichkeit mit den Cyathocrinen und Poteriocrinen.

Ich unterlasse es, weiter auf Speculationen in dieser Hinsicht einzugehen, für welche heute noch nicht die genügenden Anhaltspunkte vorliegen. Es wäre umsoweniger am Platze, heute Vermuthungen auszusprechen, als wir auf das Erscheinen einer grossen Monographie der paläozoischen Crinoiden Nordamerikas von Wachsmuth und Springer hoffen dürfen, welche sicher eine ungeheure Menge neuer und wichtiger Beobachtungen enthalten und die angeregten Fragen ihrer Lösung näher bringen wird.

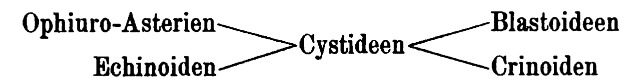
Natürliche Verwandtschaft der Echinodermenstämme.

Wir haben die wichtigsten fossilen Vertreter der Echinodermen wenigstens den Hauptzügen nach kennen gelernt und uns vielfach von dem Vor-

handensein von Formen überzeugt, welche verschiedene Gruppen miteinander verbinden. Diese Vorkommnisse zeigen, dass Abtheilungen, welche heute oder zur Zeit ihrer höchsten Blüthe wohl abgegrenzt von allen anderen dastehen, doch in älterer Zeit durch zahlreiche Mittelglieder so innig mit anderen Gruppen zusammenhingen, dass die Ziehung einer scharfen Grenze unmöglich wird. Auf diese Weise konnten wir namentlich bei den Seeigeln mit grosser Wahrscheinlichkeit nachweisen, wie sich die grosse Mannigfaltigkeit der Formen entwickelt hat; bei den anderen Classen allerdings liegt kein ausreichendes Material vor, um die Entwicklung in derselben Weise zu verfolgen, aber immerhin konnten wenigstens einige Anhaltspunkte in dieser Hinsicht gewonnen werden. Die wichtigste Frage aber, welche uns auf diesem Gebiete entgegentritt, ist jedenfalls die nach den Beziehungen und der Abstammung der verschiedenen Classen der Echinodermen, und nach der Möglichkeit, dieselben auf eine gemeinsame Grundform zurückzuführen.

Schon eine oberflächliche Betrachtung zeigt, dass die Aufstellung eines genauen Stammbaumes nicht möglich ist, und dass die paläontologischen Erfahrungen keinen Anhaltspunkt geben für die Aufstellung einer Hypothese über die Thierform, aus welcher die Echinodermen sich entwickelt haben. Allein, wenn auch so weittragende Folgerungen ausgeschlossen sind, so liegen doch einige sehr wichtige Thatsachen für die Beurtheilung der Frage vor, welche unter den verschiedenen Echinodermenformen, die wir kennen, dem Grundtypus am nächsten steht.

Bei der Betrachtung dieser Verhältnisse ist in erster Linie von Wichtigkeit, dass keine unter den Echinodermenclassen, von welchen wohlerhaltene Fossilreste vorliegen, vereinzelt und ohne Zusammenhang dasteht, sondern dass überall Verbindungen vorhanden sind. Wir haben gesehen, dass die Cystideen den Knotenpunkt bilden, in welchem alle Fäden der Verwandtschaft zusammenlaufen, und dass zu ihnen alle anderen Classen der Echinodermen nahe Beziehungen erkennen lassen. Die Seeigel schliessen sich durch *Cystocidaris*, die Seesterne durch *Palaeodiscus* an die aus vielen, unregelmässig gelagerten Tafeln bestehenden Cystideen, wie *Agelacrinus* und *Mesites* an, während den Cystideen mit wenigen, verhältnissmässig regelmässigen Platten sich die Crinoiden durch *Porocrinus* und *Hybocystites*, die Blastoideen durch *Codonaster* und *Asteroblastus* nähern. Die verwandtschaftlichen Beziehungen, wie sie durch diese Bindeglieder vermittelt werden, lassen sich etwa in folgender Weise darstellen:



Wenn wir uns nun fragen, ob aus einem derartigen Verhalten und aus den bisher geschilderten Beziehungen der verschiedenen Zwischenformen der Schluss auf Abstammung der einzelnen Classen von einer gemeinsamen Grund-

form gezogen werden kann, so finden wir zwei Punkte von grosser Wichtigkeit, welche auf das Allerentschiedenste für eine solche Auffassung sprechen. Der eine Punkt ist, dass alle Uebergangsformen den ältesten Ablagerungen angehören, und dass nirgends in jüngeren Schichten ein Zwischenglied mehr auftritt, der andere, dass alle Uebergänge der Art sind, dass sie auf einfach lineare Verwandtschaftsbeziehungen deuten, wie sie einem Abstammungsverhältnisse entsprechen und leicht in Form eines Stammbaumes dargestellt werden können. Wären diese Erscheinungen nicht durch Abstammung bedingt, so könnte man durchaus nicht einsehen, warum nicht weit verwickeltere, sogenannte netzförmige Verwandtschaftsverhältnisse hervortreten. Liesse sich z. B. ausser den hier angeführten Verknüpfungen etwa noch das Vorhandensein von Uebergängen zwischen Crinoiden und Seesternen oder Seeigeln nachweisen, so liessen sich solche verwickelte Beziehungen nicht mehr in Form eines Stammbaumes darstellen, d. h. sie würden gegen die Descendenzlehre sprechen.[1])

Dürfen wir demnach das Stattfinden eines genetischen Verhältnisses als in hohem Grade wahrscheinlich bezeichnen, so wird dadurch die Frage angeregt, welche unter den verschiedenen Classen als die ursprünglichste zu betrachten ist. Dieser Gegenstand ist vielfach besprochen worden, und die Ansichten darüber sind ziemlich abweichender Natur; wir sehen dabei von der Meinung ab, dass die einzelnen Echinodermenclassen sich längst voneinander differencirt hätten, ehe noch der Beginn der Skeletbildung vorhanden war, und dass daher ein Uebergang zwischen diesen grossen Hauptgruppen auf paläontologischem Wege nicht nachweisbar sei. Die Begründung dieser Auffassung ist eine so ungenügende, und letztere steht mit klaren Thatsachen in so grellem Widerspruch,

---

[1]) Allerdings sind einzelne andere Uebergangsglieder namhaft gemacht worden, aber keines derselben hat die ihm zugeschriebene Bedeutung. So wollte man in dem Umstande, dass bei vielen paläozoischen Seesternen (Encrinasterien) die Ambulacralstücke wechselständig angeordnet sind, einen Uebergang zu den Crinoiden erkennen, jedoch sehr mit Unrecht, da eine derartige Anordnung ebensogut auch bei Cystideen und Seeigeln vorkömmt. Die Gattung *Eucladia* aus dem oberen Silur Englands sollte Crinoiden und Euryaliden verknüpfen (Geolog. Magaz., 1869, pag. 241), allein diese Form ist viel zu wenig bekannt, um einem so wichtigen Schlusse zur Unterlage dienen zu können, und warum aus dem, was an ihr zu sehen ist, gerade Crinoiden und Euryaleen verbunden werden sollen, ist durchaus unverständlich. Die Beziehungen von *Saccocoma* wurden schon früher erörtert. Dass zwischen Blastoideen und gewissen Seeigeln nur eine flüchtige äussere Aehnlichkeit herrscht, braucht wohl kaum ausdrücklich hervorgehoben zu werden. Die Angaben über das Vorkommen eines gestielten Seesternes *(Caulaster)*, der auf ungeahnte Beziehungen zwischen Crinoiden und Asterien hinweisen sollte (Perrier, Comptes-rendus, vol. XCV, pag. 1379), sind durch die Auseinandersetzungen von H. Carpenter widerlegt (Challenger-Bericht, S. 401). Auffallend genug ist es, dass in neuester Zeit ein jüngerer Zoologe wieder auf diesen Gegenstand zurückkömmt, obwohl er fast in demselben Athem mit beneidenswerther Sicherheit den Paläontologen den Vorwurf macht, dass sie äusserliche Aehnlichkeiten mit Homologieen verwechseln.

dass wir uns nicht weiter mit derselben zu befassen brauchen. Unter denjenigen Hypothesen, welche eine bestimmte Gruppe als die ursprünglichste bezeichnen, können nur drei ernstlich in Frage kommen, diejenigen nämlich, welche sich mit den Cystideen, den Seesternen und den Crinoiden beschäftigen.

Wollten wir einen Seestern als Stammform annehmen, so müssten sich aus ihm zunächst die Cystideen entwickeln; die wohl ausgebildeten Arme müssten verschwinden oder auf eine sehr schwache Stufe herabgedrückt werden. Die regelmässige Anordnung nach der Fünfzahl würde verdrängt, um einer ziemlich regellosen Anordnung der Theile Platz zu machen, und ebenso würde die Beschränkung der Ambulacra auf eine scharf abgegrenzte ventrale Seite aufhören. Dagegen würden sich in den eigenthümlichen Kelchporen und in der Verschlusspyramide des Afters neue Merkmale einstellen, welche bei den Seesternen gar nicht angedeutet sind.

Aus den Cystideen müssten sich nun die Crinoiden herausbilden; dabei gehen Kelchporen und Afterpyramide wieder verloren, die fünfzählige Anordnung kehrt zurück, die Arme entfalten sich wieder und die Ambulacra gehen nicht auf die Kelchseiten herab, sondern bleiben auf die Innenseite der Arme beschränkt, bis an deren Spitze sie reichen. Kurzum die Cystideen würden nur ein kurzes störendes Intermezzo bilden, in welchem eine Reihe neuer Merkmale für den Augenblick erscheint, um dann spurlos wieder zu verschwinden, während zahlreiche andere für ebenso kurze Zeit zurücktreten, um dann wieder aufzutauchen.

Eine solche Hypothese muss als im höchsten Grade unnatürlich und unwahrscheinlich bezeichnet werden, und selbstverständlich verhält es sich ebenso mit deren Umkehrung, nach welcher aus den Crinoiden durch die Cystideen die Seesterne sich entwickelt hätten. Gegen diese Vermuthung spricht überdies noch in entschiedener Weise der Umstand, dass der Stiel der Crinoiden, wie wir oben gesehen haben, ein sehr hoch modificirtes Organ darstellt, während wir denselben bei manchen Cystideen in einer sehr viel ursprünglicheren Ausbildung finden.

Allerdings könnte man vielleicht auf den Gedanken kommen, dass die Cystideen nur eine Seitenlinie darstellen, und dass die Crinoiden sich unmittelbar aus den Seesternen entwickelt haben oder umgekehrt; allein einer solchen Annahme widersprechen alle Thatsachen der paläontologischen Ueberlieferung in der entschiedensten Weise, da keine Spur von Bindegliedern zwischen den beiden letztgenannten Classen vorhanden ist, während beide durch solche an die Cystideen geknüpft werden.

Es sind nur die Cystideen, welche als der Stammtypus der Echinodermen, beziehungsweise als die demselben am nächsten stehende Abtheilung betrachtet werden können. Nehmen wir eine Form an mit zahlreichen unregelmässig gelagerten Tafeln, aber mit regelmässig fünfzähligen Ambulacren, so stellt sie uns

denjenigen Typus dar, aus welchem sich alle anderen durch einfache Entwicklung ohne Zuhilfenahme naturwidriger Vorgänge ideell entwickeln lassen. *Agelacrinus* könnte etwa als ein der Stammform nahe verwandter, aber durch Festwachsung der Unterseite modificirter Typus betrachtet werden; da überdies jene ursprünglichsten Vorkommnisse vermuthlich mit Kelchporen versehen gewesen sein dürften, so kann etwa die Gattung *Mesites*, wie wir sie oben kennen gelernt haben, als eine dem Stammvater besonders nahestehende Sippe betrachtet werden.

Wenn eine solche Form den Seesternen, Seeigeln, Crinoiden und Blastoideen gegenüber als eine ursprüngliche betrachtet werden kann, so ist eine andere Frage, ob sie auch unter den Cystideen selbst dieselbe Rolle spielt. Es handelt sich dabei um die Frage, ob die Formen mit fünf normal strahligen oder diejenigen mit unregelmässigen Ambulacren als primitiver betrachtet werden müssen. Walther bezeichnet die unregelmässigen und seitlich symmetrischen Cystideen wie *Ateleocystites* als den primitivsten Typus der Echinodermen oder als einen Rückschlag auf diesen, weil die zweiseitige Gestalt an die zweiseitigen Flimmerlarven der Echinodermen erinnern und folglich ein uraltes Erbstück darstellen soll.[1]) Welches die phyletische Bedeutung der bilateralen Larve ist, und ob wir überhaupt Anklänge an ein so frühes ontogenetisches Stadium in der paläontologischen Geschichte erwarten dürfen, kann wohl nach dem heutigen Standpunkte der Erfahrungen kaum erfolgreich erörtert werden, jedenfalls aber kann, wie oben erwähnt wurde, die Zweiseitigkeit von *Ateleocystites* damit nicht das Mindeste zu thun haben, da die Lage der Symmetrieebene bei *Ateleocystites* eine vollständig andere ist als bei der Wimperlarve. Im Allgemeinen sind die Verhältnisse der zweiseitigen Cystideen (Pleurocystiden) zu den anderen Angehörigen der Classe noch ziemlich unklar.

Von anderen Gattungen mag nur noch *Echinosphaerites* genannt werden, der von jeher als der eigentliche Typus der Cystideen betrachtet worden ist. Bei dieser und bei einzelnen verwandten Sippen gehen vom Munde nicht fünf, sondern drei Ambulacra aus, und es frägt sich, ob nicht etwa diese Anordnung als eine ursprüngliche betrachtet werden darf. Dieser Gedanke wird dadurch angeregt, dass bei gewissen anderen Cystideen, bei welchen zwar fünf Ambulacra vorhanden, aber nicht sehr regelmässig entwickelt sind, in der ersten An-

[1]) Walther, Untersuchungen über den Bau der Crinoiden mit besonderer Berücksichtigung der Formen aus den Kehlheimer *Diceras*-Kalken. Palaeontographica, 1886, vol. XXXII. — Um über die Bedeutung von *Macrocystella* zu urtheilen, ist diese Gattung noch viel zu wenig bekannt. Entschieden muss ich mich gegen die Ansicht von Walther aussprechen, dass die Crinoiden mit dicyklischer Basis sich aus monocyklischen entwickelt haben. Wie eingehend gezeigt wurde und noch weiter gezeigt werden wird, ist der innere Basalkranz ein uraltes, von den Cystideen übernommenes Erbstück der Crinoiden, das schon im Silur in Rückbildung begriffen ist.

lage ebenfalls Spuren der Dreizahl gegeben sind. Bei *Glyptosphaerites* sind nämlich die Mundstücke und offenbar auch die vom Munde ausgehenden Ambulacra dreitheilig, und erst durch Spaltung zweier Aeste bildet sich die Fünfzahl aus, ja diese Erscheinung greift sogar über den Formenkreis der Cystideen hinaus und ist noch bei einzelnen Hypascocrinen zu beobachten (vergl. S. 457, Fig. 131).

Die Frage, welche durch diese Erscheinung angeregt wird, ist noch nicht spruchreif, da wir überhaupt mit der Einzelentwicklung der Cystideen noch wenig vertraut sind; immerhin aber verdient der Gegenstand hervorgehoben und der Aufmerksamkeit späterer Forscher empfohlen zu werden.

Indem wir die Cystideen als die Grundformen der Echinodermen erkannt haben, gelangen wir auch zu Anhaltspunkten zur Beurtheilung einer mehr formellen, aber immerhin nicht ganz unwichtigen Frage, nämlich derjenigen nach der Gruppirung der grossen Classen der Echinodermen im Systeme. Dass Seeigel, Seesterne und Schlangensterne, Cystideen, Blastoideen und Crinoiden[1]) selbstständige Classen darstellen, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung, allein die Frage ist, ob man nicht je zwei oder drei dieser Classen wieder in eine noch weitere Abtheilung als »Subtypus« zusammenfassen soll. In der That hat Leuckart schon vor langer Zeit die gestielten Echinodermen, die Cystideen, Blastoideen und Crinoiden als Pelmatozoen vereinigt,[2]) und ihnen wird von anderer Seite eine gleichwerthige Gruppe der *Echinozoa,* Seeigel und Seesterne begreifend, entgegengestellt, eine Auffassung, die, namentlich was die *Pelmatozoa* anlangt, von H. Carpenter in entschiedener Weise befürwortet wird. Allerdings entspricht diese Auffassung bis zu einem gewissen Grade den thatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen, insofern sie Seeigel und Seesterne einerseits, die Crinoiden und Blastoideen andererseits zusammenfasst. Dagegen kann die Behandlung der Cystideen nicht als richtig anerkannt werden; diese stehen nach der einen Seite den Seesternen und Seeigeln ebenso nahe als nach der andern den Crinoideen und Blastoideen, sie bilden die Stammgruppe, aus der sich sowohl Pelmatozoen als Echinozoen entwickelt haben, und dürfen daher nicht ohneweiters in eine dieser Abtheilungen eingereiht werden.

Phylogenetische und ontogenetische Entwicklung der Echinodermen.

Wir haben auf rein paläontologischem Wege durch Aufsuchung der fossilen Bindeglieder die Stammesgeschichte der Echinodermen wenigstens in

[1]) Wir sehen auch hier von den der paläontologischen Untersuchung unzugänglichen Holothurien ab.

[2]) Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere Braunschweig 1848 (teste Carpenter).

ihren hauptsächlichsten Grundzügen zu reconstruiren gesucht, und wir sind dabei zu bestimmten Ergebnissen gelangt. Es ist das aber bekanntlich nicht die einzige Methode, durch welche derartige Schlüsse abgeleitet werden können, neben ihr nimmt eine zweite, die ontogenetische, einen nicht minder wichtigen Platz ein, und in der That hat man vielfach die Thatsachen der Entwicklungsgeschichte in dieser Richtung zu verwerthen gesucht. Es ist nun natürlich unsere Aufgabe, den einseitig paläontologischen Standpunkt zu verlassen und zu untersuchen, ob und inwieweit die auf verschiedenem Wege erzielten Resultate miteinander übereinstimmen, und wo Widersprüche hervortreten, in eine kritische Prüfung derselben einzugehen.[1])

Die Entwicklung der Echinodermen erfolgt, von Fällen der Abkürzung abgesehen, in der Weise, dass in dem Ei nach einer totalen Dotterfurchung sich eine bewimperte Larve von kugeliger Gestalt ausbildet. Nachdem diese die Eihüllen verlassen hat, gestaltet sie sich allmälig zu einer vollständig zweiseitig symmetrisch geformten Larve mit eigenthümlichen Wimperschnüren. In diesem Stadium finden wir insoferne eine entschiedene Bestätigung der aus der paläontologischen Geschichte abgeleiteten Folgerungen, als die aus gemeinsamer Wurzel hervorgehenden Seeigel und Seesterne in ihren Larvenformen einander weit näher stehen als den Crinoiden, welche wir als einen durchaus selbstständigen Stamm kennen gelernt haben.

Die Entwicklung des radiär gebauten Echinodermenleibes geht nun innerhalb der bilateralen Larve, allerdings in mannigfaltiger Weise als eine Art von Neubildung, vor sich; ein Theil der Organe der Larve wird mit hinübergenommen, ein anderer abgestossen, und es entwickeln sich dabei die endgiltigen Kalktheile des Skeletes. Diesem letzteren Vorgange hat man besondere Aufmerksamkeit zugewendet, und namentlich die ersten Platten, welche sich bilden, bei den verschiedenen Typen untereinander verglichen. Unter diesen sind namentlich die Tafeln der Rückenseite von Bedeutung geworden, ja man kann sagen, dass die Parallele zwischen diesen geradezu zum Ausgangspunkt für die vergleichende Morphologie des Echinodermenskeletes geworden ist.

Die fundamentale Erscheinung besteht darin, dass bei Seeigeln, Seesternen und Crinoiden in gewissen Stadien der Entwicklung die Rückenseite von einem

---

[1]) Für die folgenden Auseinandersetzungen vergl.: Lovén, Études sur les Echinides (vergl. oben). — On *Pourtalesia* (vergl. oben). — Al. Agassiz, Revision of the Echini. Illustrated Catalogue of the Museum of comp. zoology, Nr. 7, Cambridge. — H. Carpenter, On the oral and apical systems of the Echinodermata. — Zittel, Paläontologie. — A. Agassiz, Blake Echini. Mem. Mus. Comp. Zool., vol. X, Nr. 1. — Götte, Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Comatula mediterranea*. Archiv für mikroskop. Anatomie, 1876, Bd. XII. — H. Ludwig, Morphologische Studien über Echinodermen. Leipzig 1877—1879. — H. Carpenter, Notes on Echinoderm Morphology. V. Quart. Journ. for Microsc. Soc., vol. XXII. — Al. Agassiz, Selections from embryological Monographs. II. Echinodermata. Mem. Mus. Comp. Zool., vol. IX, Nr. 2. — H. Carpenter, Challenger-Bericht (vergl. oben).

Systeme von elf Tafeln eingenommen wird, von welchen eine, die centrodorsale, die Mitte einnimmt. Um diese ordnen sich die übrigen in zwei fünfzähligen Kränzen, der äussere radial, der innere interradial, an. Man hat nun diese elf Platten bei den verschiedenen Abtheilungen als einander homolog und deren Auftreten als Erbstück von einer uralten Stammform betrachtet. Beim ausgewachsenen Thiere entspricht bei dem Seeigel der äussere dieser zwei Kränze den Augentäfelchen, der innere den Genitaltäfelchen, während die centrodorsale Platte bei Salenien und irregulären Formen mit grossem centralen Madreporiten erhalten bleibt; bei den Glyphostomen verschwindet dieselbe und wird durch subanale Tafeln vertreten, welche aus ihrem Zerfalle entstehen.

Etwas schwieriger wird die Sache bei den Crinoiden; hier kann der äussere, radial gelegene Kranz natürlich nur mit den Radialien verglichen werden, der innere, seiner interradialen Stellung wegen, mit der Basis der monocyklischen oder mit dem äusseren Basalkranze dicyklischer Formen. Die Ansicht, welche die Infrabasis hier zum Vergleiche herbeizieht, muss wegen der radialen Stellung der Infrabasalia als entschieden unrichtig betrachtet werden. Schwieriger ist die Deutung des centralen Stückes der jungen Larve, und die Ansichten in dieser Beziehung gehen weit auseinander. Die einen sehen diese Centralplatte als ein dem inneren Basalkranze homologes Gebilde an, und für diese Auffassung lässt sich der Umstand anführen, dass nach den zwar angefochtenen, aber nie widerlegten Beobachtungen von Götte die Centralplatte bei dem jungen *Antedon (Comatula),* dem einzigen Crinoiden, dessen individuelle Entwicklung wir näher kennen, aus der Verwachsung von fünf schmalen, netzförmigen Streifen entsteht. Auch der Umstand ist zu berücksichtigen, dass bei manchen Formen, welche auch im erwachsenen Zustande eine Centralplatte aufzuweisen haben, sich Anzeichen für deren Entstehung durch Verwachsung einer Infrabasis bemerkbar machen. So kann man bei *Agassizocrinus* diese Verschmelzung geradezu schrittweise verfolgen, und auch bei manchen Apiocrinen scheint die Centraltafel (Fünfrippenstück) aus der Verbindung von Infrabasalien mit dem obersten Stielglied hervorgegangen. Ferner haben wir gesehen, dass die Gattung *Stemmatocrinus* inmitten einer durch den Besitz einer Infrabasis ausgezeichneten Formengruppe einzig statt dieses Tafelkranzes ein diesem offenbar homologes Centralstück trägt.

Auf der andern Seite darf jedoch nicht vergessen werden, dass bei der Gattung *Marsupites* ein sehr entwickelter innerer Basalkranz und innerhalb desselben eine grosse centrodorsale Tafel vorhanden ist, dass also hier diese Deutung unmöglich angewendet werden kann. Es scheint demnach, als ob die centrodorsale Platte der ausgewachsenen Crinoiden durchaus nicht immer dieselbe morphologische Bedeutung hätte, und auch durchaus nicht nothwendig immer dem gleichnamigen Theile der *Antedon*-Larve entspräche. Diese centrale Tafel der Larve wird von manchen auch als dem obersten Gliede des Stieles

entsprechend betrachtet, während von anderen angenommen wird, dass dieses Gebilde bei den meisten Crinoiden im Laufe der Entwicklung ganz verloren geht.

Vom paläontologischen Standpunkte aus wird man sich wohl unbedingt für die Ansicht aussprechen müssen, dass die centrale Platte der *Antedon*-Larve einer Infrabasis entspricht. Ein innerer Basalkranz fehlt der grossen Mehrzahl der geologisch jungen Crinoiden, unter den paläozoischen Formen ist er etwa bei der Hälfte der Gattungen vorhanden, im Untersilur dagegen, wo uns die ersten wohlerhaltenen Crinoiden begegnen, sind die dicyklischen Formen entschieden in der Mehrzahl, und denselben Charakter zeigen auch all' die Cystideen, auf welche wir die Crinoiden zurückführen müssen. Da nun überdies bei einer Reihe paläozoischer Crinoiden der innere Basalkranz in der Jugend bedeutend stärker hervortritt als im Alter, so wird man denselben als einen wichtigen, integrirenden Bestandtheil des ursprünglichen Crinoidenkelches betrachten müssen. Demgemäss muss man auch entschieden erwarten, dass der innere Basalkranz in der embryonalen Entwicklung Vertretung finde, und hier können wir eine solche nur in der aus der Verwachsung von fünf ursprünglich freien Elementen entstandenen centralen Platte suchen. [1])

Auch bei den Seesternen ist die Deutung der eilf ursprünglichen dorsalen Tafeln nicht ganz klar; der äussere Kranz derselben entwickelt sich zu den die Arme abschliessenden unpaarigen Täfelchen (Terminalplatten, Augentäfelchen der Asteriden), und diese werden daher in der Regel als den Augentäfelchen der Seeigel und den Radialtafeln der Crinoiden entsprechend gedeutet. In neuerer Zeit aber haben sich einige ausgezeichnete Echinodermenkenner gegen diese Auffassung erklärt; danach wären die Terminalplatten der Ophiuren und Asterien bei Seeigeln und Crinoiden nicht vertreten, als den Radialien der letzteren

---

[1]) Schon früher (Morphologische Studien) habe ich mich dafür ausgesprochen, dass die Infrabasis einen integrirenden Bestandtheil des ursprünglichen Crinoidenkelches darstellt, habe aber diese Ansicht damals nicht mit genügender Bestimmtheit zu betonen gewagt. Es geschah dies, weil Wachsmuth und Springer in ihren wichtigen Studien über die paläozoischen Crinoiden hervorgehoben hatten, dass in der einen Familie der Cyathocrinen der innere Basalkranz bei den geologisch älteren Formen, namentlich bei *Heterocrinus* und Verwandten, schwächer entwickelt sei als bei den jüngeren (Revision, 1880, S. 242). Dieser Grund fällt nun weg. In neuerer Zeit haben Wachsmuth und Springer *Heterocrinus, Jocrinus* und die anderen Formen mit reducirter Infrabasis aus der Familie der Cyathocriniden ausgeschieden, und in der That ist, ganz abgesehen von dieser formellen Behandlung, die Verwandtschaft zu den Cyathocrinen durchaus nicht so eng, als man geglaubt hatte, oder gar derart, dass man die letzteren als die Nachkommen der ersteren betrachten könnte. Dagegen hat der merkwürdige *Porocrinus,* welcher den Kelchbau einer Zwischenform zwischen Poteriocriniden und Cyathocriniden mit den Porenrauten der Cystideen verbindet, sehr stark entwickelte Infrabasis, und wir können daher *Heterocrinus, Jocrinus* und Genossen nur als eine aberrante Seitenreihe betrachten, bei welcher die Reduction des inneren Basalkranzes sehr früh eingetreten ist. Damit fällt der einzige Einwand weg, welcher gegen die hier vertretene Auffassung der Infrabasis erhoben werden könnte.

entsprechend werden fünf Platten betrachtet, welche namentlich in der Rückenrosette mancher Ophiuren deutlich hervortreten, und für die man auch bei einzelnen Asteriden *(Zoroaster)* in entwickelterem Zustande Aequivalente gesucht hat.[1]) Wir werden auf die Einzelheiten in dieser Beziehung später zurückkommen, hier sei nur hervorgehoben, dass nach der hier geschilderten Auffassung die Seeigel und Crinoiden im radiären Stadium einander weit näher stehen würden als eine oder die andere der beiden Abtheilungen den Seesternen. Betrachtet man die Terminaltafeln der letzteren als Radialia, so weichen die Seesterne in ihrer definitiven Entwicklung von dem ursprünglichen Typus der elf dorsalen Platten sehr weit ab, während derselbe noch bei den erwachsenen Seeigeln und Crinoiden sehr deutlich hervortritt. Nimmt man dagegen an, dass die Terminalien der Seesterne nicht den Radialien entsprechen, so kommt man zu dem Ergebnisse, dass der äussere fünfzählige Kranz der elf primären Dorsaltafeln bei den Seesternen demjenigen der Seeigel und Crinoiden nicht homolog ist. Jedenfalls sehen wir von diesem Standpunkte aus Crinoiden und Seeigel als zusammengehörig, die Seesterne als ihnen ferner stehend an, ein Resultat, welches mit demjenigen der Paläontologie in offenem Widerspruche steht.

Ein derartiger Widerspruch kann in der Natur nicht existiren, es muss die eine oder die andere Auffassung unrichtig sein; die paläontologischen Daten wurden ausführlich dargelegt, und ein Grund, an der Berechtigung der daraus abgeleiteten Folgerungen zu zweifeln, scheint mir nicht vorhanden. Es entsteht also die Frage, ob die Schlüsse aus der individuellen Entwicklung richtig sind, speciell ob die elf primären dorsalen Tafeln der Crinoiden und der Seeigel einander homolog und demnach diese beiden Classen nahe miteinander verwandt sind.

Ein solches Ergebniss würde nicht nur mit den paläontologischen Erfahrungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Echinodermenclassen, sondern auch mit der Thatsache in Widerspruch stehen, dass in dem Scheitel der ursprünglichen Seeigel Augen- und Genitaltäfelchen einen einzigen zehnzähligen, nicht zwei alternirend fünfzählige Kränze bilden, und die sogenannten elf primären Dorsalplatten bei ihnen eine secundäre, erst spät auftretende Bildung sind.

Wenn wir uns an die Prüfung dieses schwierigen Falles machen, so müssen wir uns vor Allem vergegenwärtigen, an welchen Formen die embryologischen Untersuchungen gemacht worden sind. Von Crinoiden ist bisher überhaupt nur die Entwicklung einer Gattung, nämlich *Comatula (Antedon)*,

---

[1]) Vergl. Lyman, Report on the Ophiuroidea dredged by the U. S. Steamer 'Blake Bull. Mus. Comp. Zool., 1883, vol. X, Nr. 6. — Lyman, Report on the Ophiuroidea. Voyage of H. M. S. Challenger, Zoology, vol. V. — H. Carpenter, On the apical system of Ophiuroids. Quart. Journ. Micr. Soc., 1884, vol. XXIV. — P. Sladen, On the Homology of the primary larval plates in the test of Brachiale Echinodermata. Ebenda.

bekannt, welche einen der aberrantesten Typen der ganzen Classe darstellt und jedenfalls den geologisch ältesten und ursprünglichsten Formen sehr ferne steht. Schon dadurch wird die Vermuthung nahegelegt, dass die Ontogenie hier keine ganz normale, sondern eine in mancher Beziehung gefälschte ist, und dass wir ein ganz anderes Bild erhalten würden, wenn wir dazu gelangen sollten, die Entwicklung eines *Pentacrinus* oder einer andern lebenden Form von normalerem Gepräge kennen zu lernen. Vor Allem verdient jedoch eine Thatsache berücksichtigt zu werden: das Vorhandensein einer centrodorsalen Platte ist bei ausgewachsenen gestielten Crinoiden eine sehr seltene und ausnahmsweise Erscheinung, die dagegen bei den ungestielten Formen verhältnissmässig sehr häufig ist. Ausser bei den Comatuliden findet sie sich bei *Uintacrinus, Marsupites, Astylocrinus (Agassizocrinus)* und ist bei *Marsupites* mit zwei Basalkränzen verbunden; von gestielten Crinoiden sind *Cupressocrinus, Gasterocoma, Stemmatocrinus* und die Apiocrinen zu nennen, bei welchen die Centralplatte in der Regel als ein verwachsener unterer Basalkranz, von Anderen als ein erweitertes oberstes Stielglied betrachtet wird. Jedenfalls ist die centrale Platte unter allen Crinoiden bei den Comatuliden weitaus am stärksten entwickelt, und es muss daher die Frage entstehen, ob nicht das Auftreten dieser Tafel bei dem jungen *Antedon* auch als ein abnormes und als einer Fälschung der Entwicklung entsprechendes zu betrachten ist. Jedenfalls muss es als etwas bedenklich erscheinen, auf die vorliegenden Daten hin das Vorhandensein einer centrodorsalen Platte als eine den Jugendstadien aller Crinoiden zukommende, normale Eigenthümlichkeit zu betrachten.

Von noch grösserer Bedeutung ist jedoch die Entstehungsweise der elf primären Dorsalplatten bei *Antedon* und den Seeigeln. Bei *Antedon* entwickeln sich zuerst zehn grössere Tafeln, welche in zwei fünfzähligen, interradial gestellten Kränzen angeordnet sind und von denen der untere sich zum Basalkranz, der obere zu den Mundstücken oder Oralien ausbildet. Gleichzeitig mit den Basalstücken entstehen an deren unteren Enden schmale, netzförmige Streifen von kalkiger Beschaffenheit, die dann durch ihre Verwachsung das Centrodorsalstück bilden. Erst wenn Mund- und Basalstücke bedeutende Grösse erreicht haben und für sich allein fast die ganze Kelchoberfläche einnehmen, erscheinen die noch winzig kleinen Radialstücke an den Stellen, an welchen zwei Basal- und zwei Oralstücke zueinander treten.

Ganz anders ist der Vorgang bei den Seeigeln und speciell bei den in dieser Richtung genauer untersuchten Glyphostomen; hier ist in früher Jugend die ganze dorsale Seite von einer einzigen grossen Platte bedeckt, an welche sich später die Genital- und Augentäfelchen an den Rändern anlegen. Die Art und Weise, in welcher die Genital- und Augentäfelchen sich bilden, ist noch nicht ganz klar, und man kann heute noch nicht mit voller Sicherheit entscheiden, ob dieselben sich von der ursprünglich allein vorhandenen Platte loslösen, oder ob

sie selbstständig entstehen. Al. Agassiz spricht sich entschieden für die letztere Ansicht aus,[1]) aber ein Beweis für dieselbe ist in der gesammten Literatur nicht vorhanden, soweit mir diese bekannt ist oder von Vertretern der genannten Ansicht als Beleg mitgetheilt wird.[2]) Im Gegentheile führt Al. Agassiz an, dass bei den jungen Salenien und Glyphostomen die Suturen der Augen- und Genitaltafeln unklar, die einzelnen Tafeln des Scheitels sehr undeutlich sind,[3]) und man frägt sich daher vergebens, ob denn hier irgend ein Beweis vorhanden ist, oder ob man es nicht mit einem Analogieschlusse nach den Verhältnissen der Crinoiden zu thun habe. Dagegen liegen sehr bestimmte Anhaltspunkte für die Annahme vor, dass Genital- und Augentäfelchen sich von der Centralplatte loslösen, indem nach den Beobachtungen von Al. Agassiz bei ganz jungen Exemplaren von *Temnechinus maculatus* die Genitalporen schon vorhanden sind, ehe noch Genitaltafeln existiren;[4]) dieselben durchbohren das gemeinsame kalkige Netzwerk, und mit diesem Verhalten ist eine selbstständige Entstehung der Genitaltafeln nicht wohl vereinbar. Demgemäss ist es auch heute noch sehr wahrscheinlich, dass sich die äusseren Tafeln des Scheitels von der centralen Platte loslösen. Wie sich aber diese Frage auch entscheiden mag, jedenfalls steht das fest: Wenn auch die elf dorsalen Tafeln eine Uebereinstimmung zwischen *Comatula* und den Seeigeln in einem bestimmten Zeitpunkte der Entwicklung erkennen lassen, so sind doch diese Elemente in durchaus verschiedener Weise entstanden, und es muss daher von vorneherein sehr bedenklich erscheinen, hier eine wirkliche Homologie zu suchen.

Allerdings müssen wir annehmen, dass Crinoiden, Seeigel und Seesterne aus gemeinsamer Wurzel hervorgegangen sind, und die Paläontologie hat uns gezeigt, dass diese Wurzel im Formengebiete der Cystideen gelegen ist; man könnte daher trotz alledem versucht sein, die elf dorsalen Tafeln als ein Erbstück jenes uralten Ahnen zu betrachten. Allein wie wir gesehen haben, sind die vieltäfligen Cystideen, auf welche Seeigel und Seesterne zurückgehen, in ihren dorsalen und interambulacralen Theilen nicht fünfstrahlig gebaut, und auch die aus wenigen Tafeln bestehenden Cystideen, von welchen Crinoiden und Blastoideen abstammen, zeigen keine fünfstrahlige Anordnung, sondern diese erscheint erst bei den Uebergangsgliedern, welche diese Classen verbinden. Die Fünfzähligkeit der dorsalen Theile ist also in den beiden Abtheilungen der

---

[1]) Al. Agassiz, Blake Echini, pag. 33.

[2]) Vergl. namentlich die Arbeiten von Al. Agassiz über die Entwicklung der Seesterne.

[3]) Al. Agassiz, Blake Echini, pag. 18. — Hier gibt der Verfasser auch an: »At about the same time the limits of the abactinal system become defined; and still later the separation of that system into its component plates surrounding the anal system, which from the earliest stages is earely recognised.« Man kann die Verneinung einer selbstständigen Entstehung der Genital- und Augentäfelchen kaum bestimmter aussprechen.

[4]) Al. Agassiz, Revision of the Echini, pag. 287, Taf. VIII, Fig. 16.

Asterido-Echinoiden und der Blasto-Crinoiden selbstständig erworben, es kann somit in derselben keine Homologie beider zum Ausdrucke kommen.

Wir haben früher gesehen, dass drei zehnzählige Kränze die ursprünglichste uns bekannte Form des Seeigelscheitels darstellen; wenn von diesem Ausgangspunkte aus bei den Seeigeln, von anderem Ursprunge aus bei anderen Echinodermen eine Umgestaltung zu zwei fünfzähligen Kränzen stattfindet, welche im Embryonalleben oder in früher Jugend am auffallendsten hervortreten, so ist die Ursache lediglich die, dass darin die einfachste Anordnung fünfzähliger Elemente um ein Centrum gegeben ist, welche die auf kleinen Raum sich zusammendrängenden ersten Platten des Echinodermenembryo rein mechanisch annehmen.

Was für die Beziehungen zwischen Seeigeln und Crinoiden gilt, lässt sich auch auf die Seesterne übertragen, auch hier entstehen die elf dorsalen Platten in ganz anderer Weise als bei *Comatula*. Wir brauchen daher nur Weniges über diejenigen Platten beizufügen, welche beim ausgewachsenen Thiere solchen anderer Echinodermenordnungen homolog sein sollen. Man hat zunächst in der Anordnung der sogenannten Dorsalrosette der Ophiuren erhebliche Aehnlichkeit mit den Kelchen der Crinoiden zu sehen geglaubt. Vor Allem ist dabei hervorzuheben, dass hier nur dann Beziehungen zu finden sind, wenn man die Parallele zwischen der Terminalplatte der Seesterne und den Radialien von *Comatula*, d. h. mit anderen Worten die Homologie der elf primären Dorsalplatten von Seesternen und Crinoiden, aufgibt, denn aus den zuerst gebildeten fünf radialen Tafeln entstehen, so viel man weiss, die Terminalplatten. Es wird also hier sofort der Boden aufgegeben, auf welchem bisher das ganze Gebäude der Vergleiche zwischen Crinoiden, Seesternen und Seeigeln gegründet worden ist. Allerdings vertrete gerade ich die Ansicht, dass in der Anordnung der elf primären Dorsaltafeln kein Beweis für Homologie gelegen sei, aber von denjenigen, welche der Ansicht sind, dass die ersten elf Tafeln des abactinalen Systems bei Crinoiden, Seeigeln und Seesternen sich entsprechen, ist es durchaus unconsequent, nun die Dorsalrosette der Ophiuren mit der Patina der Crinoiden zu vergleichen, wobei eine andere als die Terminalplatte mit den Radialien der Crinoiden verglichen wird. Eine oder die andere Annahme muss nothwendig falsch sein, vermuthlich aber sind es alle beide.

Allein ganz abgesehen von diesen Bedenken führt eine genaue Prüfung der Dorsalrosette der Ophiuren zu Ergebnissen, welche wenig für eine nahe Beziehung zum Kelche der Crinoiden sprechen. Es muss schon auffallen, dass die Tafeln der Dorsalrosette von Ophiuren innerhalb einer und derselben Gattung, z. B. bei *Ophioglypha, Ophiomusium, Ophiozona,* den allergrössten Veränderungen unterworfen sind, während die Zusammensetzung des Kelches bei den Crinoiden sehr beständig ist; ferner entstehen von den Tafeln der Rosette zuerst radial gestellte Stücke, während bei den Crinoiden die interradialen Basalia vorausgehen.

Entscheidend ist jedoch die Gestalt der fertigen Dorsalrosette bei den Ophiuren; wo überhaupt eine geringe Anzahl regelmässig gestellter Tafeln vorhanden ist, finden wir in derselben eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit fünfstrahliger Anordnung um eine centrale Platte. Die Zahl der Combinationen ist eine sehr grosse, eine Anzahl derselben lässt sich allerdings sehr wohl auf das Crinoidenschema beziehen; bald glaubt man zwei basale und einen radialen Kranz zu erkennen, bald einen basalen und einen radialen Kranz, allein auch diese Deutung ist häufig eine schwierige und gezwungene, indem die Stücke der sogenannten Basis sich zwischen die Radialien einschieben und einen zehnzähligen Kranz bilden oder alle zehn Tafeln der beiden Basalkränze an die Centralplatte anstossen (*Ophiomusium validum, Ophioceramis clausa*). Es kommen aber daneben auch Combinationen vor, welche dem Crinoidenschema entschieden widersprechen, indem die Basalien ganz fehlen und die Radialia unmittelbar an die Centralplatte anstossen (*Ophioglypha solida, O. convexa, O. undata, Ophiomusium Lymani, pulchellum, Ophiomastus tegulitius*), oder wir müssten drei Basalkränze annehmen (*Ophiomusium serratum*). Wir können daraus schliessen, dass die Gruppirung der Scheitelschilder bei den Ophiuren sich nicht nach den für den Bau der Crinoidenkelche giltigen Gesetzen richtet, dass die Uebereinstimmung bei einer Anzahl von ihnen eine rein zufällige ist, wie sie vorkommen muss, wenn sehr viele beliebige Combinationen der Gruppirung fünfstrahliger Plattensysteme um eine centrale Platte auftreten.

Genau dieselben Einwürfe lassen sich gegen die als Belege angeführten Larvenstadien von Ophiuren und Asterien anführen, und ich glaube daher, dass man den Versuch einer Homologisirung mit den einzelnen Theilen des Crinoidenkelches für die Seesterne mit derselben Bestimmtheit wie für die Seeigel ablehnen muss. Eine paläontologische Controle ist leider in diesem Falle nicht möglich, da wir von der Dorsalrosette der fossilen Formen nur sehr wenig wissen.

Mit der Widerlegung der eben besprochenen Ansichten fällt auch die Hauptstütze für die Annahme weg, dass die Endplättchen der Seesterne eine dieser Classe eigenthümliche, bei den übrigen Echinodermen nicht vertretene Bildung darstellen. Nachdem die Crinoiden zu einer näheren Vergleichung überhaupt nicht herbeigezogen werden können, so handelt es sich nun darum, ob die Terminalplatten der Seesterne mit den Augentäfelchen der Seeigel in Parallele gebracht werden können.

Vergleichen wir die Asterien mit den Seeigeln, so spricht hier die mehrfach betonte embryonale Entwicklung wenigstens nicht gegen die Homologie der Terminalplatten mit den Augentäfelchen, da die einen wie die anderen sich aus dem äusseren, radialen Kranze der elf primären, dorsalen Tafeln der Larve entwickeln. Will man nicht die Terminalplatten der Seesterne mit den Augentäfelchen der Seeigel vergleichen, so bleibt als Homologon für letztere nur die

erste dorsale Armplatte der Seesterne im engeren Sinne übrig, was nach den Untersuchungen von Lovén über die Entwicklung von *Asterias glacialis* als höchst unwahrscheinlich betrachtet werden muss.[1]) Es scheint daher durchaus gerechtfertigt, die alte Deutung von Johannes Müller beizubehalten und die Terminal- oder Augentafeln der Asterien mit den Augentäfelchen der Seeigel zu parallelisiren, zumal die dagegen erhobenen Einwände sich wesentlich auf die irrthümliche Annahme einer nahen Homologie zwischen Seesternen und Crinoiden stützen.

Schwieriger allerdings wird die Sache bei den Ophiuren; hier entwickeln sich um die centrale Platte zunächst fünf Täfelchen, welche sich zu Terminalstücken ausbilden, dann folgt aber nicht ein interradialer Kranz wie bei den Asterien und Seeigeln, sondern es schieben sich weitere fünf radial gestellte Tafeln zwischen Terminalien und Centralstück ein, die später der Rückenrosette einverleibt werden. Zwischen diese »radialen Rosettenstücke«, wie wir sie vorläufig nennen wollen, und die Centralplatte schieben sich, wenn überhaupt, so erst in einem späteren Stadium weitere Plättchen ein. Diese Entwicklung ist eine sehr aberrante, und es fällt schwer, sie auf diejenige der Seeigel oder Asteriden zurückzuführen. Immerhin hat es die meiste Wahrscheinlichkeit für sich, bei Asterien wie bei Ophiuren die zuerst gebildeten Radialstücke, die sich in beiden Fällen zu Terminalien entwickeln, als einander homolog zu betrachten.

Ein Ueberblick über die für unsern Gegenstand wichtigen Resultate der zoologischen Forschung hat uns dahin geführt, dass diese mit den Ergebnissen der paläontologischen Methode keineswegs in unlösbarem Widerspruche stehen, und dass wir diese letzteren daher als begründet ansehen dürfen. Es ist das eine Folgerung, welche für die gesammte morphologische Auffassung der Echinodermen von tiefgreifender Bedeutung ist; in erster Linie tritt hervor, dass die Crinoiden den Seeigeln und Seesternen gegenüber ausserordentlich selbstständig dastehen, so dass eine Homologie zwischen einzelnen Täfelchen des abactinalen Systems in beiden Gruppen nicht vorhanden ist. Es muss daher die in neuerer Zeit mit grosser Vorliebe gepflegte Richtung, welche die einzelnen Platten des Crinoidenkelches mit solchen des Seeigelscheitels und der Dorsalseite der Seesterne in Parallele stellt, vollständig verlassen werden, wenn man zu einer richtigen Auffassung der Morphologie der Echinodermen gelangen soll.

Die Thatsachen, welche uns die Betrachtung der Stachelhäuter ergeben haben, sind von nicht zu unterschätzender Bedeutung; sie zeigen uns eine ausgezeichnete Harmonie der Erscheinungen in der Natur mit den Voraussetzungen der Darwin'schen Theorie. Der Grund, warum dies gerade hier besser als bei

[1]) Auch bei *Zoroaster fulgens* (Quart. Journ. Micr. Soc., vol. XXIV, Taf. I, Fig. 16) ist die von Sladen als »Radiale« bezeichnete Platte nur das grösste proximale Glied der homogenen Reihe dorsaler Armtafeln.

vielen anderen Abtheilungen des Thierreiches gelingt, ist in erster Linie darin zu suchen, dass der ausserordentlich verwickelte und mit wichtigen Weichtheilen des Thieres in innigster Beziehung stehende Bau des festen Gerüstes hier ein sehr sicheres Urtheil auf die Bedeutung und den Werth der einzelnen Merkmale gestattet, wie es sonst bei wirbellosen Thieren nur sehr selten der Fall ist; ein zweiter Grund besteht darin, dass die Echinodermen sehr viel genauer untersucht sind als sehr viele andere Gruppen des Thierreiches. Jedenfalls dürfen wir aus den hier gewonnenen Erfahrungen schliessen, dass ähnliche Verhältnisse der Stammverwandtschaft auch anderwärts herrschen, und dass nur äussere Schwierigkeiten die Erkennung derselben bei vielen verhindert hat.

Die Wohnstätten der Echinodermen und der Charakter der Tiefseefaunen.

Alle Echinodermen bewohnen das Meer, und nicht eine Art ist bekannt, welche eine Ausnahme von dieser Regel macht. Im Ocean sind sie jedoch in keiner Weise an irgend welche besondere Verhältnisse geknüpft; wohl finden wir in der Jetztzeit die reichste Entfaltung von Seeigeln, Seesternen und Holothurien in den seichten Gewässern, namentlich der wärmeren Zonen, allein auch die kälteren Regionen zeigen immerhin eine bedeutende Entfaltung dieser verschiedenen Formen, und ebenso ist selbst in sehr grossen Tiefen noch eine wunderbare Mannigfaltigkeit verschiedener zum Theil prachtvoller Typen vorhanden, ja die gestielten Crinoiden und einzelne Gruppen von Seesternen, Seeigeln und Holothurien sind sogar vorwiegend Bewohner des tiefen Wassers. Diese Verhältnisse, sowie der Umstand, dass auch auf sehr verschieden geartetem Meeresboden die Echinodermen fortkommen, machen es schwer, aus dem Auftreten derselben in älteren Ablagerungen zu schliessen, unter welchen Verhältnissen diese sich gebildet haben, wenn auch in manchen Fällen ein Urtheil in dieser Richtung möglich ist.

Sehr genaue Daten über die Verbreitung der jetzt lebenden Seeigel nach der Tiefe, in der sie vorkommen, haben wir in neuerer Zeit durch Al. Agassiz erhalten, welcher die von der Challenger-Reise und von einigen amerikanischen Expeditionen gesammelten Materialien aus dieser Classe bearbeitet hat. Wir müssen hier etwas näher auf diesen Gegenstand eingehen, da derselbe in geologischer und paläontologischer Beziehung von Wichtigkeit ist.

Als man die ersten Nachrichten über die Zusammensetzung der Tiefseefaunen erhielt, verbreitete sich ziemlich allgemein die Ansicht, dass die in der Tiefe des oceanischen Abgrundes lebenden Thiere einen alterthümlichen Typus an sich tragen und solchen Formen sehr nahe stehen, welche wir aus mesozoischen, selbst aus paläozoischen Ablagerungen kennen. Die Hauptstützpunkte für diese Meinung haben die Schwämme und die Echinodermen geliefert. Je

näher man jedoch die Tiefseethiere kennen lernte, um so mehr fühlte man sich in der Hoffnung, viele uralte Typen lebend kennen zu lernen, enttäuscht; immerhin ist auch jetzt noch die Ansicht sehr verbreitet, dass die Tiefseefauna ein alterthümliches Gepräge an sich trage und zum allermindesten der Thierwelt der Tertiär- und Kreideformation weit näher stehe als die Seichtwasserfauna. Daran knüpfte sich die Meinung, dass die Ursache für dieses Verhalten darin liege, dass in der Tiefsee, in der ein Wechsel der äusseren Lebensbedingungen kaum vorkommt, die Arten sich viel langsamer umändern als in seichtem Wasser, und bei der Bedeutsamkeit all' dieser Fragen ist es nothwendig, die Sache etwas näher ins Auge zu fassen.

Wir können jetzt an der Hand des Werkes von Agassiz, in welchem für alle bisher bekannt gewordenen Arten die Tiefenstufe angegeben ist, diese Verhältnisse wenigstens für die Seeigel genau prüfen. Agassiz unterscheidet drei Tiefenzonen: die Litoralzone vom Wasserspiegel bis zu 100 oder 150 Faden (600—900'), die Continentalzone von da bis zu 450 oder 500 Faden (2700 bis 3000'), endlich die eigentliche Tiefsee oder die abyssische Zone, welche von da an bis in die grössten Tiefen reicht.

Wenn man nun die jetzt lebenden Gattungen, deren geologische Verbreitung auch in frühere Formationen zurückreicht, auf ihre Vertheilung in der Tiefe der heutigen Meere prüft, so gelangt man zu sehr unerwarteten Resultaten. Unter allen jetzt lebenden Gattungen geht eine einzige bis in die Trias zurück, nämlich *Cidaris,* und diese ist in der Jetztzeit ganz vorwiegend litoral, nur ganz vereinzelte Repräsentanten steigen in die Continentalregion, keiner in die Tiefsee hinab. Zwei Gattungen, die bis in den Jura zurückreichen, sind continental, keine litoral oder abyssisch. Von dreizehn Gattungen endlich, die bis in die Kreidezeit zurückreichen, kommen acht in der Litoralzone, acht in der Continentalzone, fünf in der abyssischen Zone vor, und von diesen letzteren ist keine einzige ganz auf die Tiefsee beschränkt, und nur eine einzige *(Hemiaster)* hat in derselben ihre Hauptverbreitung; es ist also nach dieser Art der Prüfung die Seeigelfauna der grossen Tiefen sehr weit davon entfernt, ein sehr alterthümliches Gepräge aufzuweisen. Noch weit weniger kann davon die Rede sein, dass sie besondere Verwandtschaft mit den Formen der Tertiärzeit habe; von den vierunddreissig nur bis ins Tertiär zurückreichenden Gattungen kommen dreissig in der Litoralzone, einundzwanzig in der continentalen, acht in der abyssischen Fauna vor.

Auch wenn man nicht nach der Zahl der alten Gattungen, sondern nach der Zahl der mit alterthümlichen Charakteren versehenen Typen urtheilt, kommt man zu keinem andern Resultate. Von einem andern Standpunkte kann man sagen, dass die regulären Seeigel einen älteren und ursprünglicheren Typus darstellen als die irregulären, dass also im seichten Wasser verhältnissmässig mehr irreguläre, im tiefen mehr reguläre vorkommen sollten; aber

auch diese Voraussetzung erweist sich als irrig, indem genau das Gegentheil stattfindet.

Eine sorgfältige Abwägung aller Verhältnisse ergibt, dass den alterthümlichsten Charakter und speciell die verhältnissmässig grösste Anzahl mesozoischer Typen die continentale Zone aufzuweisen hat; die Küstenstriche haben etwas jüngeren Charakter und eine ausgesprochene Verwandtschaft mit dem Tertiär. In der Tiefsee fällt die grosse Menge neuer und ganz eigenthümlicher Formen auf, die auch unter den fossilen Vorkommnissen keine nahe Verwandten besitzen, und ihre Echiniden scheinen demnach den jugendlichsten Charakter an sich zu tragen. Allein diese Verschiedenheiten sind wohl nur scheinbar und entsprechen nicht den wirklichen Verhältnissen; aus dem Tertiär kennen wir fast nur Seichtwasserabsätze, und es ist daher natürlich, dass hier die Beziehungen zu den Formen der Litoralzone am stärksten hervortreten. Umgekehrt ist die Zahl der Küstenbildungen, die wir aus der mesozoischen Zeit kennen, geringer; es ist aller Grund anzunehmen, dass aus dieser Periode uns vorwiegend Absätze aus der Continentalzone vorliegen, und darum hat die mesozoische Fauna verhältnissmässig die meisten Anklänge an die Vorkommnisse der heutigen Continentalzone. Ablagerungen aus sehr grossen Tiefen kennen wir dagegen aus dem Tertiär, wie aus der mesozoischen Zeit, entweder gar nicht oder doch nur in geringer Ausdehnung und mit schlecht erhaltenen Versteinerungen, und daraus erklärt sich sehr einfach, warum wir hier so wenig Beziehungen zu den fossilen Typen finden.

Man wird fragen, wie es denn überhaupt kommt, dass man anfangs an einen alterthümlichen Charakter der Tiefseethiere glauben konnte. Ein Hauptgrund liegt darin, dass solche alterthümliche Thiertypen, wenn ihrer bei den Schleppnetzfahrten gefunden wurden, in den vorläufigen Berichten als besonders interessant in den Vordergrund gestellt wurden, so dass ihre Menge und Bedeutung überschätzt werden konnte. Diese und ähnliche äussere Umstände wirkten in hohem Grade in dieser Richtung, aber es kamen noch andere Ursachen hinzu. Man kennt z. B. die Kieselschwämme, die gestielten Crinoiden in grosser Menge aus der mesozoischen Zeit und aus der Tiefsee, nicht aber aus dem Tertiär, und es liegt nun in der That nahe, darin einen Beweis für die genannte Auffassung zu sehen; in Wirklichkeit ist das aber nicht der Fall, sondern es sind das eben Formen, die von jeher oder wenigstens seit sehr langer Zeit vorwiegend das tiefe Meer bewohnen und nur deswegen im Tertiär so sehr zurücktreten, weil uns dieses fast nur Litoralabsätze geliefert hat. Nehmen wir an, dass uns aus dem Tertiär nur Absätze aus tieferem Wasser bekannt wären, dann würden wir z. B. grosse riffbildende Korallen aus der mesozoischen Zeit kennen, im Tertiär würden sie fehlen, und wir würden sie erst wieder in den Küstenwässern unserer Tropen finden und sie dann auch irrthümlich für archaische Typen halten können.

Wohin wir unsere Blicke wenden, überall finden wir uralte Typen: auf dem festen Lande ist die neuseeländische Eidechsengattung *Hatteria* mit den ältesten Reptilformen verwandt, die wir kennen, die Landschneckengattung *Pupa* kommt ohne bedeutende Unterschiede in der Kohlenformation wie jetzt vor, und eine Reihe anderer Formen, vor Allem der seltsame *Peripatus*, ein Bindeglied zwischen Würmern und Arthropoden, schliesst sich hier an. Im süssen Wasser finden wir die letzten Repräsentanten zweier Ordnungen von Fischen von uraltem Gepräge, der Ganoiden und der Dipnoer, welche in früheren Perioden eine sehr grosse Rolle gespielt haben. Im seichten Meerwasser lebt *Lingula,* wohl derjenige Typus unter allen Thieren, der von der cambrischen Zeit bis heute die geringste Veränderung erlitten hat, und im seichten Meer lebt der Molukkenkrebs, *Limulus,* der einzige Repräsentant einer Crustaceenabtheilung, die in der paläozoischen Zeit von grösster Bedeutung war; auch *Nautilus,* der unter allen lebenden Thieren vielleicht am meisten den Namen eines lebenden Fossils verdient, ist wenigstens gewiss kein Tiefseebewohner. Auch die grossen Abgründe des Meeres haben ihre archaischen Formen, so gut wie jeder andere Bildungsraum; in welchem aber die grösste Menge solcher vorhanden ist, darüber zu entscheiden haben wir keinen Anhaltspunkt, wir haben nur daran festzuhalten, dass nach den bisherigen Erfahrungen die Tiefseefauna keineswegs durch alterthümlichen Charakter ausgezeichnet ist.

5. Capitel. Würmer.

Inhalt: Anneliden. — Wurmähnliche Körper.

Anneliden.

Für die Zoologen ist der Typus der Würmer von ausserordentlich grosser Wichtigkeit, die Anatomie und Entwicklungsgeschichte seiner Angehörigen bildet eines der interessantesten Capitel, und für Hypothesen über die Abstammung der höheren Formen sind die Würmer von solcher Wichtigkeit, dass man sie geradezu als die »Mutterlauge« bezeichnet hat, aus der sich die vollkommeneren Typen auskrystallisirt haben. Ganz anders verhält es sich für den Paläontologen, da unter allen grossen Abtheilungen des Thierreiches keine vorhanden ist, welche so wenig geeignet ist, sich fossil zu erhalten. Sicher deutbare Spuren haben, abgesehen von einzelnen Eingeweidewürmern aus der rheinischen Braunkohle und aus dem Bernsteine, fast nur die Anneliden oder Ringelwürmer hinterlassen, und zwar ist es hier die Ordnung der Chaetopoden oder Borstenwürmer, mit der wir zu thun haben. Viele Chaetopoden, die man unter dem Namen der Tubicolen oder Röhrenwürmer begreift, bauen kalkige Gehäuse oder Röhren von meist sehr unregelmässiger Gestalt, welche in der Regel auf fremden Körpern angewachsen sind und mit denen der lebenden Schneckengattung *Vermetus* grosse Aehnlichkeit haben; die letztere unterscheidet sich nur dadurch, dass sie im Innern die hinteren Theile des Gehäuses durch Querscheidewände abkammert. Diese fossilen Wurmröhren, welche stellenweise überaus häufig sind, dürften der lebenden Familie der Serpuliden angehören; sie bieten aber so durchaus nichts Charakteristisches, dass man nicht entscheiden kann, welcher Gattung dieser Familie eine gegebene Form entsprechen mag, und man bezeichnet daher die meisten fossilen Vorkommnisse schlechtweg als *Serpula*. Zu irgendwelchen Bemerkungen geben dieselben keinen Anlass.

Nur einige wenige paläozoische Formen treten aus dieser charakterlosen Menge einigermassen hervor; unter denselben sind namentlich einige kurze,

gerade oder gebogene, kegelförmige, festgewachsene Röhren zu nennen, welche unter den Namen *Ortonia, Cornulites* und *Conchicolites* beschrieben worden sind. Allerdings sind unter diesen Bezeichnungen manche durchaus fremdartige Dinge, namentlich Stiele von Cystideen, begriffen worden; aber neben diesen wird die Hauptmasse der hieher gestellten Formen durch Röhren gebildet, die nur mit solchen von Chaetopoden verglichen werden können und deren Hauptcharakter in dem Auftreten sehr kräftiger Querringe besteht.

Fig. 151. *Tentaculites scalaris* aus dem unteren Silur, nach Zittel.

Diese Ortonien und Genossen sind namentlich aus dem Grunde von Wichtigkeit, weil sie ausgesprochene Aehnlichkeit mit den Tentaculiten zeigen, welche namentlich im obersten Silur in Menge auftreten, aber auch sonst in silurischen und devonischen Ablagerungen vorkommen. Die Tentaculiten (Fig. 151) sind gestreckte, konische Röhren, welche mit kräftigen Querringen verziert sind und sich von den Ortonien und Verwandten hauptsächlich dadurch unterscheiden, dass sie nicht festgewachsen, sondern frei sind; es wird dadurch wahrscheinlich, dass auch die Tentaculiten Röhren von Würmern sind. Verwandt mit *Tentaculites* sind auch ähnliche, aber glatte, der Querringe entbehrende kegelförmige Röhren aus Silur und Devon, welche man bisher in der Regel als *Styliola* bezeichnet hat und die wir hier unter dem Namen *Pseudostyliola* zusammenfassen.[1])

Diese Fossilien, welche den sogenannten Tentaculitengesteinen ihren Namen gegeben haben, sind im Laufe der Zeit sehr verschieden beurtheilt worden; nachdem man sie für Schneckenschalen aus der Verwandtschaft der Dentalien, für Hilfsarme von Crinoiden, für Stacheln von Brachiopoden gehalten hatte, wurde auf die Aehnlichkeit der hier als *Pseudostyliola* bezeichneten Formen mit den Schalen der recenten Pteropodengattung *Styliola* hingewiesen und daraufhin jene sowohl als die Tentaculiten bei den Pteropoden eingereiht; hier wurden sie dann mit den ebenfalls fast ausschliesslich paläozoischen Conulariden zusammengeworfen und mit diesen den geologisch jungen Pteropoden gegenübergestellt. Diese Auffassung ist noch jetzt in der grossen Mehrzahl der paläontologischen Werke herrschend, aber sie ist nach mehr als einer Richtung hin eine durchaus verfehlte; weder die Tentaculitiden, noch die Conulariden sind Pteropoden, noch auch lässt sich zwischen ihnen irgend eine Verwandtschaft nachweisen.

Soweit diese Frage die Conulariden betrifft oder mitbetrifft, werden wir uns an einer anderen Stelle mit derselben zu beschäftigen haben. Wir befassen

---

[1]) Die Gattung *Styliola* ist für recente Pteropoden geschaffen worden, denen man auch die silurischen und devonischen Formen anreihen zu können glaubte. Da diese Ansicht ganz falsch und unhaltbar ist, so muss für die paläozoischen Arten eine neue Gattung geschaffen werden.

uns hier zunächst nur mit den Tentaculitiden. *Tentaculites* selbst zeigt zunächst mit den Pteropoden nur insoferne Aehnlichkeit, als das Gehäuse schlank kegelförmig und an dem spitzen Ende geschlossen ist. Ausser dieser ganz oberflächlichen und nichtssagenden Aehnlichkeit wüsste ich nichts anzuführen, was beiden gemeinsam sein sollte; keine der kegelförmigen Pteropodenschalen erreicht die stattliche Grösse der Tentaculiten, keine hat derbe Schale mit kräftigen Querringen, keine ein blasenförmiges Unterende, wie es Novak bei den Tentaculiten nachgewiesen hat.[1])

Erheblich grösser ist allerdings die Aehnlichkeit zwischen *Pseudostyliola* und *Styliola*, indem beide glatt und dünnschalig sind. Allein bei näherer Betrachtung zeigen sich schon Unterschiede, indem *Pseudostyliola* nach unten nicht so scharf zugespitzt ist und an gut erhaltenen Exemplaren eine Längsstreifung erkennen lässt. Es mögen das keine sehr wichtigen Merkmale sein, aber sie fallen doch ins Gewicht der vollständigen Bedeutungslosigkeit der gemeinsamen Eigenthümlichkeiten gegenüber, welche *Styliola* und *Pseudostyliola* miteinander verbinden; was beiden gleichmässig zukömmt, ist nur die vollständige Charakterlosigkeit des Schälchens, das einem Wurme so gut als einem Pteropoden, als einem Gastropoden angehören kann. Immerhin könnte man trotz einer so schwachen Begründung *Pseudostyliola* zu den Pteropoden rechnen, wenn die Continuität der geologischen Verbreitung und das ganze Vorkommen dafür sprächen, aber gerade in dieser Richtung liegen die allergrössten Schwierigkeiten vor. Die jüngsten Vorkommnisse von *Pseudostyliola* gehören dem Devon, die ältesten von *Styliola* dem oberen Tertiär an, und zwischen beiden liegt eine Lücke, welche der Kohlenformation, dem Perm, der Trias, dem Jura, der Kreide und dem älteren Tertiär entspricht. Obwohl man nun die Reste von Styliolen als von pelagisch schwimmenden Thieren gerade in den mesozoischen Ablagerungen massenhaft finden müsste, wenn sie damals überhaupt existirt hätten, wagt man es doch, die altpaläozoischen und jungtertiären Formen als übereinstimmend zu erklären. Dass ein solcher Vorschlag gelegentlich einmal gemacht wurde, ist ganz begreiflich, unfasslich aber ist, dass eine so durchaus haltlose Hypothese Jahrzehnte hindurch ziemlich allgemeine Anerkennung finden konnte. Es scheint nie Jemand ernstlich an eine Prüfung dieser Annahme gedacht zu haben, so dass die Tentaculitiden einfach nach dem Gesetze der Trägheit an dem Platze bei den Pteropoden verharrten, der ihnen einmal angewiesen worden war.

Dass die Tentaculitiden mit den Pteropoden nicht das Mindeste zu thun haben, ist sicher, weit weniger bestimmt lautet dagegen die Antwort in positiver Hinsicht; dass dieselben sich den Röhrenwürmern anschliessen, ist

---

[1]) O. Novak, Ueber böhmische, thüringische, Greifensteiner und Harzer Tentaculiten. Beiträge zur Paläontologie Oesterreich-Ungarns, Bd. II.

immerhin die wahrscheinlichste Deutung, einen sicheren Beweis dafür beizubringen sind wir aber nicht im Stande.

Neben den Fossilien, welche mit Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit röhrenbewohnenden Anneliden zugeschrieben werden können, kommen andere Reste, allerdings in sehr viel geringerer Anzahl vor, welche von freilebenden Borstenwürmern, von Nereïden, herrühren. Stellenweise findet man in sehr zartkörnigen Schiefergesteinen die Abdrücke wurmförmiger Körper, welche beiderseits von ungegliederten Borsten eingesäumt sind; unter sehr günstigen Verhältnissen finden sich auch noch die festen Kiefern in Verbindung damit. Solche sicher deutbare Spuren von Borstenwürmern sind namentlich in den lithographischen Schiefern von Solenhofen (oberster Jura) und in den eocänen Fischschiefern des Monte Bolca bei Verona gefunden und von Ehlers und Massalongo beschrieben worden. Eine grosse Anzahl vereinzelter Kiefer von Anneliden ist durch J. Hinde aus silurischen, devonischen und carbonischen Ablagerungen von Europa und Amerika geschildert worden (Fig. 152); seltsamerweise stimmen diese Reste alle nur mit den Unterkieferplatten lebender Formen, von Oberkiefern ist bisher noch keine Spur gefunden worden.[1])



Fig. 152. Silurische Annelidenkiefer, vergrössert, nach J. Hinde.

Aller Wahrscheinlichkeit nach müssen hier auch eigenthümliche Reste aus den paläozoischen Ablagerungen eingereiht werden, welche schon zu sehr vielen Erörterungen Anlass gegeben haben, nämlich die sogenannten Conodonten (Fig. 153). Es sind das mikroskopisch kleine Körperchen, welche in



Fig. 153. Silurische Conodonten, vergrössert, nach J. Hinde.

ihrer äusseren Erscheinung ganz an die Zähne gewisser Fische, namentlich, von den Grössenunterschieden abgesehen, an solche von Haifischen erinnern; manche Conodonten bestehen aus einer einzigen, schmalen, spitzen, oft etwas gewundenen Lamelle (einfache Conodonten), während bei anderen sich dazu noch Nebenzacken gesellen (zusammengesetzte Conodonten).

---

[1]) Die Literatur vergl. bei Zittel, Paläontologie, Bd. I, S. 565.

Die Conodonten wurden zuerst von Pander aus den sehr alten cambrischen Thonen von Petersburg beschrieben, in welchen ganz vorwiegend einfache Formen auftreten, später entdeckte er sie auch in jüngeren paläozoischen Bildungen, wo meist zusammengesetzte Zähnchen vorkommen. Später wurden solche Gebilde noch anderwärts in paläozoischen Ablagerungen gefunden und namentlich von J. Hinde in grösserer Zahl beschrieben.

Die Deutung dieser kleinen Zähnchen hat grosse Schwierigkeiten verursacht; Pander hatte dieselben für Zähnchen kleiner Fische erklärt, und diese Ansicht hat stets die meisten Anhänger gefunden; von anderen wurden diese Körperchen als Zähne von Schnecken, als Spitzen von Crustaceenpanzern, als Theile von Ringelwürmern u. s. w. gedeutet, und die Frage nach deren Natur hat die Paläontologen namentlich darum in hohem Grade beschäftigt, weil die Conodonten nach der Ansicht von Pander weitaus die ältesten Vertreter von Wirbelthieren wären, denen wir in der Erdgeschichte begegnen. Wir hätten dann auch den höchsten Typus des Thierreiches schon in den ältesten fossilführenden Ablagerungen vertreten. In neuester Zeit haben sich aber Zittel und Rohon[1]) eingehend mit der mikroskopischen Structur der Conodonten beschäftigt und gezeigt, dass dieselbe gegen die Zugehörigkeit zu Fischen spricht, dass dagegen sowohl im feineren Baue wie in der äusseren Gestalt grosse Aehnlichkeit mit den Kiefern mancher Würmer aus den Abtheilungen der Anneliden und der Gephyreen vorhanden ist.

Wurmähnliche Körper.

Neben den wenigen Resten, welche wir einigermassen sicher als zu Würmern gehörig betrachten können, tritt eine Unzahl schwer deutbarer Dinge auf, welche in ihren Umrissen mehr oder weniger Aehnlichkeit mit dem Körper eines gekrümmten oder gewundenen Wurmes oder mit den Gängen und Höhlungen zeigen, welche Würmer im Sande anlegen. Die Mannigfaltigkeit solcher Vorkommnisse ist eine überaus grosse, die Beständigkeit derselben in gewissen geologischen Horizonten verleiht denselben einige Wichtigkeit, und es ist eine überaus schwierige und mühsame Aufgabe, dieselben richtig zu deuten; vom morphologischen Standpunkte aus aber können sie keinerlei Interesse beanspruchen, und wir werden uns daher nur sehr kurz mit denselben befassen.

Es ist gerade keine sehr einfache Aufgabe, sich durch all' das hindurchzufinden, was über diese Dinge geschrieben worden ist. Wenn man die Literatur überblickt und sich aus derselben eine Idee zu machen sucht, welches die Ver-

---

[1]) Zittel und Rohon, Ueber Conodonten. Sitzungsberichte der Münchener Akademie, mathem.-phys. Classe, 1886, S. 108. — Hier ist auch die ganze Literatur über Conodonten zusammengestellt.

breitung dieser Spuren organischen Daseins ist, und dabei die Menge der Namen, welche ertheilt worden sind, als Maassstab anwendet, so muss man auf die Idee kommen, dass vor Allem die ältesten cambrischen Ablagerungen, nächstdem noch das Silur, wo es ziemlich fossilarm entwickelt ist, eine besonders grosse Menge solcher Reste enthalten. In Wirklichkeit ist das aber nicht so; in gewissen Ablagerungen, namentlich in thonigen Sandsteinen, finden sich dieselben in den verschiedensten Formationen, und vor Allem sind sie in ausserordentlicher Häufigkeit und Mannigfaltigkeit in den der Kreide und dem älteren Tertiär angehörigen Karpathensandsteinen vertreten oder wenigstens in manchen Horizonten derselben. Wer hier eifrig sammeln und jeder einigermassen constanten Form dieser von den Karpathengeologen in der Regel als »Hieroglyphen« bezeichneten Abdrücke einen Namen geben wollte, könnte in kurzer Zeit einige Dutzende neuer Gattungen aufstellen. Der Unterschied ist nur der, dass aus den jüngeren Formationen Mengen wohl erhaltener und sicher deutbarer Versteinerungen vorhanden sind und über die den Geologen und Paläontologen interessirenden Fragen Aufschluss geben; in Folge dessen legt man der Beobachtung und Beschreibung dieser Wurmspuren wenig, vielleicht zu wenig Werth bei, während in jenen ältesten Bildungen, aus welchen bis jetzt nur die spärlichsten Andeutungen organischen Lebens bekannt sind, jeder, auch der dürftigste Anhaltspunkt, der auf die Existenz einer Pflanze oder eines Thieres hinweist, von grossem Werthe ist und beschrieben und fixirt werden muss. Es lässt sich daher auch begreifen, dass man zu diesem Zwecke jenen problematischen Resten Gattungs- und Artennamen gegeben hat, wenn auch an eine wissenschaftliche Definirung solcher sogenannter Genera und Species nicht zu denken ist.

Unter diesen Körpern unsicherer Beschaffenheit befinden sich offenbar Dinge des allerverschiedensten Ursprungs, welche bald als Reste von Würmern oder von Algen, bald als die Kriech- und Wühlspuren von Krebsen, Schnecken, Würmern und anderen Thieren, als Eierschnüre von Schnecken u. s. w. gedeutet wurden. Alle diese Ansichten waren jedoch von geringer Bedeutung und schwach begründet, bis in letzter Zeit ein neuer und richtigerer Weg eingeschlagen wurde, indem man am Meeresstrande die Eindrücke beobachtete, welche verschiedene Thiere und Pflanzen am Boden hervorbringen. Es liegen darüber Untersuchungen von Hughes, Etheridge und Nicholson vor. Vor Allem aber hat Nathorst mit grossem Scharfsinn und ganz systematisch diesen Weg verfolgt und dadurch sehr bedeutende Resultate erzielt, indem er seine Untersuchungen theils unmittelbar am Meeresstrande anstellte, theils verschiedene Thiere auf einen Gypsbrei setzte und hier ihre Spuren verfolgte.

Wir können auf diesen Gegenstand nicht weiter eingehen; es mag nur hervorgehoben werden, dass gerade manche von den Dingen, welche man mit grösster Bestimmtheit als Reste von Würmern behandelt hatte, nicht daher

gehören; das gilt namentlich von den sogenannten Nereiten der paläozoischen Zeit, für welche sogar eine eigene Abtheilung der Panzerwürmer oder Cataphracten aufgestellt worden ist. Es sind das lediglich Kriechspuren von Schnecken oder Krebsen. Im Allgemeinen kann man sagen, dass manche jener unsicheren Reste zu den Würmern gehören mögen, und dass diese wurmartigen Körper uns wenigstens in den allerältesten cambrischen Schichten als Beweise für die Existenz von Organismen von Wichtigkeit sind.

---

6. Capitel. Molluskoide.

Inhalt: Molluskoide. — Bryozoen. — Brachiopoden. — Ecardines. — Testicardines; Eleutherobranchier. — Pegmatobranchier; Campylopegmata. — Helicopegmata. — Verwandtschaftsverhältnisse der Brachiopodengruppen. — Gattungsfassung bei den Brachiopoden. — Verbreitung der Brachiopoden. — Anhang: Das System der Brachiopoden.

Molluskoide.

An die Mollusken oder Weichthiere, welche eine wohl abgegrenzte und gut charakterisirte Abtheilung darstellen, schliesst man in der Regel unter dem Namen der Molluskoide zwei Classen sehr verbreiteter und wohl bekannter Thiere an, die Moosthierchen oder Bryozoen und die Armfüsser oder Brachiopoden. Beide bilden in ihrer äusseren Erscheinung auffallende Gegensätze; denn während die letzteren mit ihren zweiklappigen Schalen sich im äusseren Ansehen den Mollusken und namentlich den Muscheln sehr nahe anschliessen, zeigen die Bryozoen eine davon durchaus verschiedene Gestalt. Die sehr kleinen Individuen sind in grösserer Zahl zu Colonien oder Stöcken vereinigt, welche im Kleinen an diejenigen der Korallen erinnern und in einzelnen Fällen namentlich denjenigen gewisser Tabulaten ähnlich sind. Ein näheres Eingehen auf die anatomischen Verhältnisse lässt zwar die Verwandtschaft zwischen Brachiopoden und Bryozoen schon einigermassen hervortreten, allein eine wirklich nahe Verbindung zwischen beiden lehrt uns erst die Untersuchung der individuellen Entwicklung, der bei beiden vorkommenden Larvenstadien erkennen. Diese letzteren sind in der That sehr nahe übereinstimmend, sie zeigen uns aber ausserdem noch Beziehungen nach einer ganz anderen Seite, nämlich zu den Gliederwürmern oder Anneliden, und zwar so sehr, dass manche Zoologen auf Grund dessen die in der Regel als Molluskoide bezeichneten Formen direct zu den Würmern stellen und als abweichende Repräsentanten dieses Typus betrachten. Bei dieser Auffassung wird jedoch wohl der Gestalt der ausgewachsenen Brachiopoden und Bryozoen, sowie dem Umstande zu wenig Rechnung getragen, dass auch bei vielen Muscheln und Schnecken Larvenformen auftreten, welche sich an solche von Würmern ganz naturgemäss anschliessen; die Sache liegt ja nicht so, dass Bryozoen und Brachiopoden entweder mit den

Mollusken oder mit den Würmern nahe verwandt sein müssten, dass die eine Annahme die andere ausschlösse; die Anerkennung von Beziehungen nach beiden Richtungen führt uns zu der Auffassung, dass Mollusken und Molluskoide aus derselben Abtheilung der Würmer hervorgegangen seien und weit divergirende Aeste eines Stammes darstellen, von denen der eine eine deutlicher ausgesprochene Verwandtschaft zu den Würmern bewahrt hat.

Diese Anschauung hat heute die meiste Wahrscheinlichkeit für sich, ohne dass bei dem jetzigen Stande unserer Kenntniss schon eine durchaus sichere, Entscheidung möglich wäre; eine solche wird überhaupt nur auf rein zoologischem Wege, d. h. nur durch die genaue anatomische und embryologische Untersuchung der lebenden Formen erzielt werden können, die Paläontologie kann dazu, vorläufig gewiss und voraussichtlich auch für die Zukunft, gar nichts beitragen. Mollusken und Molluskoide, Bryozoen und Brachiopoden treten schon in uralten Ablagerungen als vollentwickelte und scharf voneinander geschiedene Typen auf, keine fossile Form bietet auch nur den leisesten Anhaltspunkt, um sie als Zwischenform zwischen irgend einer dieser Gruppen betrachten zu können; wir müssen uns darauf beschränken, die Classen der Moosthierchen und Brachiopoden als gegebene Grössen hinzunehmen und sie in ihren Einzelheiten zu betrachten, ohne für das Verständniss ihrer Beziehungen zueinander und zu anderen Geschöpfen irgend etwas beitragen zu können.

Bryozoen.

Die Bryozoen sind kleine Thierchen, die ausnahmslos Stöcke oder Colonieen bilden; wir haben also das Einzelindividuum, den Stock, und in diesem die Zelle des Individuums zu unterscheiden. Die leidige Sucht, Dinge, für welche man einfache und allgemein verständliche Bezeichnungen hat, mit neuen, fremdartig klingenden Namen zu belegen, hat sich auch hier geltend gemacht, und so findet man namentlich in neueren Arbeiten die Individuen der Bryozoen meist als Zooidien oder Polypide, deren Zellen als Zooecien, die Stöcke als Cönöcien oder Polyzoarien bezeichnet. Die schon früher hervorgehobene äussere Aehnlichkeit mit manchen Korallen u. s. w. brachte es mit sich, dass die Bryozoen lange Zeit hindurch mit diesen verwechselt wurden, bis die Entdeckung eines gesonderten Mundes, Darmes und Afters, ferner eines Ganglions (Nervencentrums) und von ihm ausgehender Nerven bei den Moosthierchen deren wesentliche Verschiedenheit und weit höhere Organisation erkennen liess, ein Fortschritt, an welchem der berühmte Mikroskopiker Ehrenberg das Hauptverdienst hat.

Die sehr kleinen Einzelthiere haben sackförmige Gestalt; am oberen, der freien Zellmündung zu gelegenen Ende des Körpers befindet sich der Mund, von einem Kranze bewimperter Tentakel umgeben, die einerseits als Athmungs-

organe dienen, andererseits durch ihre Bewegung eine Wasserströmung erzeugen, durch welche dem Munde Nahrungsstoffe zugeführt werden. An den Mund schliesst sich der Verdauungstract an, in welchem man drei aufeinanderfolgende Partieen, als Speiseröhre, Magen und Enddarm, der dann neben dem Munde in einen gesonderten After mündet, unterscheiden kann. Dagegen scheint ein Herz oder ein Blutgefässsystem zu fehlen, die Blutflüssigkeit erfüllt den gesammten Körperhohlraum; vom Nervensystem ist vor Allem ein in der Nähe des Schlundes gelegenes Ganglion als Centralorgan zu nennen, von welchem zahlreiche Nervenfäden nach dem Speiserohr und den Tentakeln ausgehen.

Allein nicht alle Individuen einer Colonie zeigen diese normale Entwicklung, sondern wir finden oft eine sehr verschiedenartige Ausbildung bei denselben. Im Allgemeinen sind die einzelnen Thiere ziemlich selbstständig, doch stehen die Zellen derselben in der Regel miteinander in Verbindung; bei den Süsswasserbryozoen gehen dieselben meist direct ineinander über, während bei den marinen Formen gewöhnlich trichterförmige Oeffnungen in den Wandungen vorhanden sind, ja bei einzelnen findet man, ähnlich wie bei den Hydrozoen oder bei den uralten Graptolithen der silurischen Zeit, dass alle Zellen aus einer schlauchförmigen Röhre hervorgehen. Zwar erstreckt sich die Gemeinsamkeit nicht wie bei vielen Korallen bis zur Entwicklung einer gemeinsamen Körpermasse, eines »Coenosark«, immerhin aber ist dieselbe genügend, um uns eine weitgehende Arbeitstheilung und eine damit in Verbindung stehende vielgestaltige Entwicklung der Individuen einer Colonie verstehen zu lassen. Bei complicirtem Baue unterscheidet man zunächst diejenigen Zellen, welche in der normalen, oben geschilderten Weise entwickelt sind und die Nahrung aufnehmen, die sogenannten Nährthiere; andere Zellen, die meist kugelig aufgeschwollen sind, dienen zur Aufnahme der Eier, eine Erscheinung, die jedoch nur bei gewissen Abtheilungen der Bryozoen *(Cyclostomata)* sich zeigt, während bei anderen *(Chilostomata)* sich ober der Zellmündung gewöhnlicher Individuen eine helmartig vorspringende Höhlung bildet, welche demselben Zwecke dient. Ferner treten sogenannte Stammzellen von bedeutender Grösse, aber reducirter Organisation auf, welche bei manchen Formen das verästelte Gerüst des Stockes bilden und die Zellen der Nährthiere tragen. Als Avicularien werden eigenthümliche zweiarmige, einem Vogelkopfe ähnelnde Zangen bezeichnet, welche auf- und zuklappen und Beute zu erfassen im Stande sind, während ähnliche Fortsätze mit einem langen, sehr beweglichen Borstenfaden statt der Zange mit dem Namen der Vibracula belegt werden; auch diese eigenthümlichen Gebilde scheinen nichts Anderes als sehr stark modificirte Bryozoenindividuen zu sein.

Die Fortpflanzung geschieht auf mannigfaltige Weise, einerseits auf geschlechtlichem Wege durch befruchtete Eier, aus denen sich eine Wimperlarve entwickelt; diese schwimmt frei umher, setzt sich endlich fest und bildet

den Anfang einer neuen Colonie. Zu demselben Resultate führt die Entwicklung der sogenannten Statoblasten, unbefruchteter Keime, die aber nur bei Süsswasserformen vorzukommen scheinen; die Vergrösserung der Colonieen endlich erfolgt durch Knospenbildung.

Form und Zusammensetzung der Stöcke ist eine sehr verschiedene: selten kömmt gallertartige, häufiger häutige oder hornige Beschaffenheit vor, doch können sich solche Vorkommnisse fossil nicht erhalten. Aus älteren Formationen konnten nur Kalkgerüste überliefert werden, wie sie nur bei Meeresbewohnern, hier aber in ausserordentlich grosser Verbreitung vorkommen; bald finden wir zarte, moosartige Gebilde, bald kleine, baumartige Stämmchen, andere bilden flache Ausbreitungen oder einfache Incrustationen auf fremden Körpern. Ebenso wie der Gesammtumriss ist auch die Art und Weise, wie sich die einzelnen Zellen zu einander stellen, sehr verschieden; bald drängen sie sich regellos zusammen, bald sind sie zu sehr regelmässigen Reihen angeordnet, bald sind sie nur in je einer oder zwei geraden Reihen an den Aesten eines Stockes oder rings um denselben angebracht.

Wir kennen schon eine sehr grosse Menge fossiler Bryozoen, die sich mit Ausnahme der cambrischen Bildungen auf alle Formationen vom Silur bis auf den heutigen Tag vertheilen und deren Artenzahl tausend weit übersteigt; so ausgedehnt aber auch in dieser Beziehung unsere Erfahrung ist, so gering ist der Einblick, welchen man bis jetzt in die verwandtschaftlichen Verhältnisse dieser mannigfaltigen Formenmenge hat thun können. Lange Zeit berücksichtigte man nur die äussere Gestalt der Stöcke, und rein auf diese gestützt gab d'Orbigny ein sehr complicirtes System der Bryozoen mit einer ungeheuren Menge von Gattungen, das aber auf rein künstliche Eintheilungsprincipien gegründet, theilweise nach wenig bedeutsamen Merkmalen schematisch durchgeführt ist und daher den natürlichen Beziehungen der einzelnen Abtheilungen zueinander wenig entspricht. In der Zwischenzeit hat das Studium der lebenden Moosthierchen, ihre Anatomie und Embryologie grosse Fortschritte gemacht,[1]) aber das hiebei gewonnene Verständniss hat sich noch nicht in einer durchgreifenden Umgestaltung der Systematik auf rationeller Basis geltend gemacht;

---

[1]) Unter den lebenden Bryozoen unterscheidet man folgende Abtheilungen:

1. Unterclasse. *Entoprocta.*
2. Unterclasse. *Ectoprocta.*
    1. Ordnung. *Gymnolaemata.*
        a) *Cyclostomata,*
        b) *Ctenostomata,*
        c) *Chilostomata.*
    2. Ordnung. *Phylactolaemata.*
3. Unterclasse. *Pterobranchia.*

Von diesen Gruppen sind nur Repräsentanten der als *Cyclostomata* und *Chilostomata* bezeichneten Abtheilungen der *Gymnolaemata* fossil erhalten.

wohl haben neuere Arbeiten auch hier Vieles gebessert, allein eine consequente Behandlung der ganzen Menge der Typen ist seit d'Orbigny nicht mehr versucht worden. Im Allgemeinen müssen wir sagen, dass wir über den inneren Zusammenhang der einzelnen Gruppen der Bryozoen noch sehr wenig wissen, es fehlt noch ganz an einem Ueberblicke über die Abstammungsverhältnisse, und wir stehen so ziemlich einer blossen Anhäufung von Einzelbeschreibungen gegenüber; wir werden uns daher bei der Besprechung derselben nur kurze Zeit aufhalten.

Wenn die Classification von d'Orbigny der Hauptsache nach als eine unnatürliche bezeichnet werden muss, so bleibt derselben doch das Verdienst unbenommen, den fundamentalen Charakter richtig aufgefasst zu haben, durch welchen sich die ganze Masse der Bryozoen mit kalkigen Gerüsten in zwei grosse Hauptgruppen unterscheiden lässt; schon eine ziemlich oberflächliche Betrachtung dieser Stöckchen zeigt zwei fast immer leicht erkennbare Typen, von denen der erstere, die Unterordnung der *Cyclostomata,* durch langgestreckt röhrenförmige, cylindrische, selten prismatische Zellen ausgezeichnet ist, welche sich nach ihrem unteren Ende zu verjüngen und am äussersten oberen Ende die Mündung tragen; diese ist nicht verengt, sondern ihr Umfang ist so gross als der ganze Querdurchmesser der Zelle. Im Gegensatze dazu finden wir bei der zweiten Unterordnung, bei den Chilostomen, keine röhrenförmige, sondern kurze, ovale Zellen, bei welchen sich die Mündung nicht am Ende, sondern seitlich an der nach aussen gekehrten Wand der Zelle befindet; dieselbe ist stets kleiner als der Querdurchmesser der Zelle und durch einen beweglichen Deckel verschliessbar.

Wie in der äusseren Form, so sind auch in der geologischen Verbreitung wichtige Unterschiede zwischen Cyclostomen und Chilostomen vorhanden; die ersteren sind geologisch alt, sie treten schon im Silur auf, und alle paläozoischen Bryozoen gehören in diese Abtheilung; auch zu Beginn der mesozoischen Aera ist diese vollständig herrschend, ihr gehören die wenigen Arten der Trias an, und unter den Formen des Jura sind sie in grosser Menge vorhanden, während ganz charakteristische Vertreter der Chilostomen noch nicht nachgewiesen sind; es finden sich nur einige Typen, welche eine Mittelstellung zwischen den beiden grossen Gruppen einnehmen. Die ersten echten Chilostomen finden sich neben weit überwiegenden Cyclostomen in der unteren Kreide, im Verlaufe der Kreidezeit nehmen die ersteren stetig zu, so dass in den höchsten Schichten dieser Formation schon fast Gleichgewicht zwischen beiden Abtheilungen herrscht, welche hier ganz ausserordentliche Entwicklung erreichen. Vom Beginne des Tertiär an sind die Chilostomen mit ihrer gewaltigen Formenmannigfaltigkeit ganz vorherrschend, die Cyclostomen sind in fortwährendem Rückgange begriffen; diese sind in den jetzigen Meeren nur mehr spärlich vertreten, und zwar sind es vorwiegend die kalten Regionen des Nordens, in welchen sie noch

die grösste Verbreitung haben. Es ist das eine sehr bemerkenswerthe Erscheinung; in der Regel ist man anzunehmen geneigt, dass die marinen Thiere früherer Formationen auf ein warmes, selbst auf ein heisses Klima in der Vorzeit hinweisen und am meisten Verwandtschaft mit der Bevölkerung unserer Tropenmeere haben. Das bekannteste und am öftesten genannte Beispiel in dieser Richtung liefern die Riffkorallen, hier aber finden wir das allerentschiedenste Gegentheil, und da überdies noch andere ähnliche Fälle angeführt werden können, so geht daraus hervor, wie überaus vorsichtig man bei allen Schlüssen auf die klimatischen Verhältnisse der alten Perioden sein muss.

Die Cyclostomen erstrecken sich zwar vom Silur bis zur Jetztzeit, aber trotzdem ist der Charakter der alten, paläozoischen Vertreter dieser Abtheilung von den späteren sehr verschieden, die meisten Familien kommen entweder nur in paläozoischen oder nur in jüngeren Ablagerungen vor und nur eine ziemlich beschränkte Anzahl von Typen verbindet die beiden grossen Abschnitte miteinander. Als die charakteristischesten Formen der paläozoischen Aera und ganz auf diese beschränkt erscheinen die Fenestelliden, welche stellenweise in jenen alten Bildungen in ungeheurer Menge aufgehäuft vorkommen, ja trotz ihrer verhältnissmässig geringen Grösse im Zechsteine Thüringens geradezu riffbildend auftreten, in derselben Weise wie die Korallen in unseren jetzigen Tropenmeeren; manche der vorspringenden kalkigen, von Burgen gekrönten Felskuppen des Thüringer Waldes sind von diesen winzigen Moosthierchen aufgebaut. Der Hauptcharakter der Fenestelliden besteht darin, dass nahe aneinanderstehende gerade Aeste des Stockes, welche nur auf einer Seite Zellen tragen, durch zahlreiche, meist zellenlose, bisweilen aber auch zellentragende Querlamellen miteinander verbunden sind, so dass dieselben ein durchbrochenes Netzwerk von Kalkstäben bilden. Die äussere Form dieser Vorkommnisse ist sehr wechselnd, am häufigsten findet man trichter- oder fächerförmige Stöcke, wie z. B. bei der Gattung *Fenestella* (Fig. 154) selbst, welche in grosser Menge vom Silur bis zum Perm auftritt und namentlich in dieser letzteren Formation, sowie im Kohlenkalke eine sehr grosse Rolle spielt. Andere Typen sind baumförmig, während bei dem seltsamen *Archimedes* des amerikanischen Kohlenkalkes eine Anzahl ähnlicher

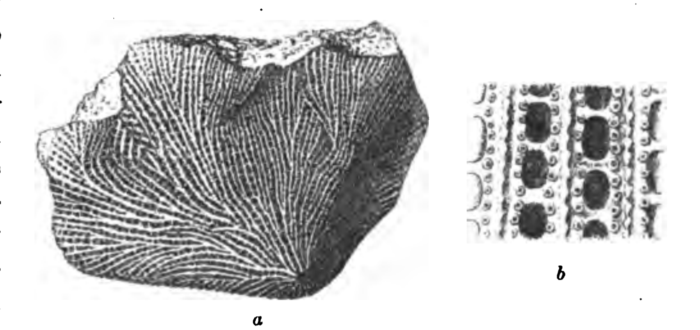


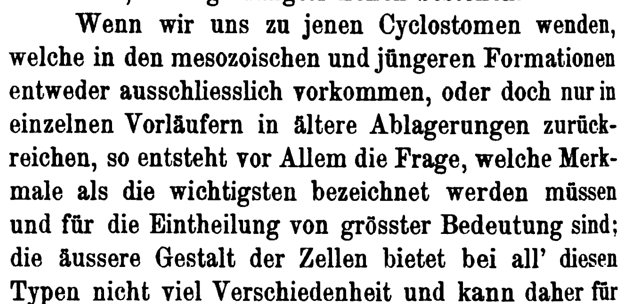
Fig. 154. *Fenestella retiformis* aus englischem Zechstein, nach King. *a* Ganze Colonie in natürlicher Grösse. *b* Ein Stück, vergrössert.

Trichter, wie sie *Fenestella* darstellt, übereinander um eine schraubenförmig gedrehte Axe gelagert ist.

Andere Familien ausschliesslich paläozoischen Alters sind die Acanthocladiden mit ganz flachen, verästelten Stöcken, die nur auf einer Seite Zellen tragen (Fig. 155), und die Ptilodictyoniden, zusammengedrückte Colonieen, die aus zwei Schichten mit der Rückseite miteinander verwachsener, dicht gedrängter Zellen bestehen.



Fig. 155. *Fasciculipora incrassata* aus oberer französischer Kreide, nach d'Orbigny.



Wenn wir uns zu jenen Cyclostomen wenden, welche in den mesozoischen und jüngeren Formationen entweder ausschliesslich vorkommen, oder doch nur in einzelnen Vorläufern in ältere Ablagerungen zurückreichen, so entsteht vor Allem die Frage, welche Merkmale als die wichtigsten bezeichnet werden müssen und für die Eintheilung von grösster Bedeutung sind; die äussere Gestalt der Zellen bietet bei all' diesen Typen nicht viel Verschiedenheit und kann daher für die Unterscheidung nur geringe Dienste leisten. Den wichtigsten Charakter liefert die Art und Weise, wie die Zellen sich zu Colonieen aneinander lagern, wozu es allerdings nicht genügt, nach der äusseren Form der Stöcke zu urtheilen, sondern es müssen diese Verhältnisse an Längs- und Querschliffen studirt werden, wie dies von Hamm in neuerer Zeit geschehen ist.

Eine erste ganz kleine Abtheilung wird unter dem Namen der Articulaten abgegrenzt, bei welchen die kalkigen Stöcke sich durch zarte hornige Wurzeln anheften und die Aeste in einzelne kalkige Segmente getheilt sind, die durch hornige, bei der Fossilisation meist zerfallende Stiele verbunden sind. Ihnen gegenüber bleibt die grosse Hauptmasse als Inarticulaten zurück, die nun weiter eingetheilt werden, je nachdem die Zellen alle in der mittleren Längsaxe der Colonie oder unregelmässig garbenförmig auseinander entspringen oder sich rings um ein centrales Bündel von langen Röhrenzellen legen.

Es ist nicht möglich, auf die grosse Menge der verschiedenen hierher gehörigen Formen einzugehen, und ich beschränke mich darauf, einzelne Beispiele hervorzuheben. Eine durch ihre ausserordentlich grosse geologische Verbreitung bemerkenswerthe Gattung ist *Stomatopora,* deren kriechende Zellen mit der Unterseite festgewachsen sind und welche sich in auffallend gleichmässiger Entwicklung vom Silur bis jetzt erhalten hat. Die Familie der Tubuliporiden, zu welcher diese Stomatoporen gehören, scheint den Ausgangspunkt für jene Gruppe der Cyclostomen zu bilden, bei welchen die Zellen alle von der Längsaxe entspringen, vielleicht sogar für die ganze Abtheilung der geologisch jüngeren Cyclostomen. Es ist das ein Gegenstand von grossem Interesse, dessen genauere Verfolgung in hohem Grade wünschenswerth ist und auf den wir noch kurz zurückkommen werden.

War bei den Cyclostomen die Gestalt der einzelnen Zellen sehr einförmig, so tritt uns bei den Chilostomen grosse Mannigfaltigkeit in dieser Richtung entgegen. Die Zellen sind hier kurz, von ovalem Umriss, mit verengten, seitlich angebrachten, gedeckelten Mündungen; sie zeigen sehr wechselnde Verzierungen, und nur bei ihnen allein findet man jene eigenthümlichen Avicularien und Vibracula, die allerdings bei der Fossilisation in der Regel verloren gehen; doch bleiben dann die Vertiefungen, in welchen sie eingelenkt waren, die sogenannten »Specialporen« zurück als Beweise des früheren Vorhandenseins jener Organe.



Fig. 156. *Eschara rudis* aus norddeutschem Oligocän, nach Reuss.

Besonderer Beachtung bedürfen eigenthümliche Erhaltungszustände der fossilen Chilostomen, welche in Folge unvollkommener Verkalkung der Zellen eintritt; es sind speciell die Aussenwandungen, bei welchen dies oft der Fall ist und welche dann bei den versteinerten Exemplaren entweder ganz fehlen oder nur theilweise vorhanden sind.

Fig. 156 zeigt einen Typus aus der ungeheuren Formenmenge der Chilostomen, auf welche wir hier nicht näher eingehen können; nur die ältesten Vertreter, bei welchen die Merkmale der Ordnung noch nicht rein entwickelt sind, bedürfen einer Erwähnung. Schon im Silur treten unter den Angehörigen der früher erwähnten Gattung *Stomatopora* oder bei dieser sehr nahestehenden Typen einzelne Formen auf, bei welchen eine leichte Einengung der Mündung auftritt, somit eine Abweichung vom Cyclostomen- und eine Annäherung an den Chilostomencharakter, ja jene Silurarten lassen sogar eine gewisse Aehnlichkeit mit der Chilostomengattung *Hippothoa* erkennen. Immerhin steht dieses Vorkommen in altpaläozoischer Zeit ziemlich vereinzelt da, und erst im Jura kehren ähnliche Bildungen in grösserer Zahl und mit ausgesprochenen Charakteren wieder, auf welche namentlich in neuerer Zeit von Vine hingewiesen worden ist.[1]) Hier verfliessen die Merkmale von Chilostomen und Cyclostomen so allmälig ineinander, dass es unmöglich wird, eine Grenze zwischen beiden zu ziehen, und dass wir mit Bestimmtheit annehmen können, dass sich hier die jüngere Gruppe aus der älteren entwickelt hat (Fig. 157).

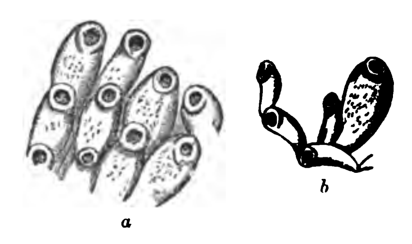


Fig. 157. *a Terebellaria increscens*. *b Stomatopora Waltoni* aus dem mittleren Jura Englands, nach Vine.

[1]) Quart. Journ. Geol. Soc., 1884, pag. 784.

Brachiopoden.

Von ungleich grösserer Wichtigkeit als die Bryozoen ist in geologischer wie in paläontologischer Beziehung die zweite Classe der Molluskoide, die Classe der Brachiopoden oder Armfüsser,[1]) deren Schalen in allen alten Formationen, von den ältesten versteinerungsführenden Ablagerungen bis zum Beginne der Tertiärzeit, überall zu den häufigsten und verbreitetsten Vorkommnissen gehören. Im Tertiär und in der Jetztzeit sind sie zwar in viel geringerer Zahl vorhanden als früher, sie liefern aber auch jetzt noch eine ziemlich ansehnliche Zahl von Gattungen und Arten. Ja der Unterschied in der Häufigkeit der Brachiopoden gegen die früheren Perioden ist in Wirklichkeit entschieden nicht so gross, als er nach dem Verhältnisse in unseren Sammlungen scheinen möchte, da die Brachiopoden namentlich in etwas tieferem Wasser in grösserer Zahl leben, daher in unseren Meeren schwer erreichbar und in den meist in seichtem Wasser gebildeten Tertiärschichten nicht viel vertreten sind. Seitdem man mit dem Schleppnetze die grösseren Tiefen des Oceans zu untersuchen begonnen, hat man auch an vielen Stellen massenhaftes Zusammenvorkommen von Brachiopoden entdeckt.

Die ausserordentliche Häufigkeit und Verbreitung der Brachiopoden in den älteren Formationen macht deren Kenntniss namentlich dem Geologen wichtig, welcher das Alter der Schichten nach den versteinerten Organismenresten zu bestimmen sucht; allein gerade in dieser Richtung treten vielfach Schwierigkeiten auf, welche in dem eigenthümlichen Charakter dieser Thiere begründet sind. Wir kennen nämlich, abgesehen von den Foraminiferen, kaum eine andere Classe des Thierreiches, deren Angehörige durchgehends einen so hohen Grad individueller Variabilität zeigen und dabei vom Silur an so wenig dauernde Veränderung erleiden. Von den Typen, welche in den älteren paläozoischen Schichten auftreten, stirbt ein sehr ansehnlicher Theil bald wieder aus, die überlebenden aber zeigen vom Silur bis auf den heutigen Tag einen ausserordentlich geringen Grad von Verschiedenheit. Von den Familien, welche in der Jetztwelt leben, sind die Linguliden und die Disciniden schon in der cambrischen, die Craniaden, Rhynchonelliden und Terebratuliden in der silurischen Zeit vorhanden, und nur die Thecidiiden treten etwas später, aber immerhin in paläo-

[1]) Die Anführung von Citaten über Brachiopoden konnte sehr beschränkt werden, da wir über diesen Gegenstand sehr vollständige zusammenfassende Schriften besitzen. Ausser dem betreffenden Abschnitte in Zittel's Paläontologie vergl.: Davidson, Monograph of the British Fossil Brachiopoda. Palaeontographical Society, 1851—1885, 6 Bde. Die allgemeineren Verhältnisse namentlich in: Introduction, a. a. O., 1853. — General Summary, vol. V, 1884. — Bibliography, vol. VI, 1886. — Ferner: Davidson-Suess, Classification der Brachiopoden. Wien 1858. — Quenstedt, Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. II, Brachiopoden. — W. Waagen, Salt Range Fossils, Productus Limestone. Palaeontologia Indica, ser. 13, vol. I.

zoischer Zeit auf. Die vier Familien der Linguliden, Disciniden, Craniaden und Rhynchonelliden sind heute durch vier Hauptgattungen vertreten, von welchen *Lingula* und *Discina* schon im Cambrium, *Crania* und *Rhynchonella* im Silur vorhanden sind, und auch die Terebratulidengattung *Waldheimia* ist silurisch; *Terebratula* findet sich im Devon, *Thecidium* möglicherweise in der Kohlenformation, ein Verhältniss, das bei der geringen Zahl lebender Brachiopodengattungen im höchsten Grade auffallend und ohne Parallele in irgend einer anderen Classe des Thierreiches ist.[1]) Ja selbst einzelne silurische Arten sind jetzt lebenden so ähnlich, dass die Unterscheidung nicht eben leicht fällt.

Umsomehr ist das natürlich zwischen den Formen einander zeitlich näher gelegener Abschnitte der Fall, so dass die Altersbestimmung nach der Brachiopodenfauna unter Umständen sehr grosse Schwierigkeiten bietet; allerdings gibt es auch hier indifferentere und charakteristischere Gruppen, und mit Hilfe der Angehörigen letzterer ist oft die genaue Fixirung eines Horizontes leicht möglich. Bisweilen aber findet auch das Gegentheil statt; vor einigen Jahren haben sich im paläontologischen Institute der Universität in Wien einige meiner Schüler mit dem Studium von Brachiopoden aus dem Lias der Alpen beschäftigt, und wiederholt kam es dabei vor, dass Faunen von mehr als einem Dutzend Arten keinen präcisen Schluss auf das Alter des Lagers gestatteten, aus dem sie stammten, während etwa ein mit vorkommendes Ammonitenbruchstück zu einer solchen Bestimmung genügt. In Folge dessen gehören auch systematische Arbeiten über Brachiopoden und namentlich die Feststellung ihrer einzelnen Formen zu den mühsamsten und schwierigsten Aufgaben, bei denen die grösste Anstrengung oft zu keinem befriedigenden Ergebnisse führt.

In der äusseren Gestalt erinnern die Brachiopoden, wie schon früher erwähnt, wenigstens auf den ersten Blick auffallend an die Muscheln, indem der Körper des Thieres von zwei meist kalkigen, seltener hornigen Schalen umschlossen ist; allein bei einer genaueren Untersuchung findet man, dass die Aehnlichkeit nicht so gross ist, als man meinen sollte, und dass in der Structur der Schale, in ihrer Orientirung und in der Art und Weise, wie die Klappen sich gegeneinander bewegen, sehr wesentliche Unterschiede vorhanden sind. Noch grösser sind die Gegensätze in den Weichtheilen; öffnet man die Schale eines frischen, recenten Brachiopoden, so findet man zunächst, dass sich an dieselbe an ihrer Innenfläche eine dünne, gefässreiche Membran, der Mantel, anlegt, welcher hier wie bei den Mollusken die Schale absondert. Der zwischen den beiden Mantellappen gelegene Körper ist ziemlich streng symmetrisch gebaut; die Organe, welche vor Allem auffallen und welche selbst bei eingetrockneten Exemplaren meist noch sehr deutlich sichtbar bleiben, sind die sogenannten

---

[1]) Man rechnet dreizehn bis vierzehn lebende Brachiopodengattungen (ohne die Untergattungen).

Spiralarme, mächtig entwickelte, ganz oder theilweise spiral aufgerollte Mundanhänge oder Mundsegel von fleischiger Beschaffenheit, welche ihrer ganzen Länge nach mit Fransen besetzt und reichlich mit Blutgefässen durchzogen sind (Fig. 158); sie nehmen den grösseren vorderen Theil des von den Schalen umschlossenen Raumes fast vollständig ein und dienen zur Athmung und zur Nahrungsbeischaffung, indem durch ihre Bewegung das Wasser gegen den Mund zu in strudelnde Bewegung versetzt wird. Zwischen diesen beiden Anhängen liegt der Mund, an den sich Speiseröhre und Magen anschliessen; bei einer Abtheilung der Brachiopoden, den sogenannten Ecardines oder Schlosslosen, folgt dann ein mehrfach gewundener Darm, der in einem After endet, während bei den Testicardines oder schlosstragenden Formen kein After vorhanden ist.

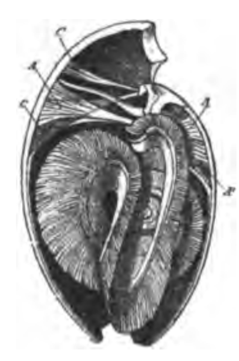


Fig. 158. Thier von *Waldheimia flavescens*, nach Davidson. *C*, *C'* Schlossmuskel, *A* Schliessmuskel.

Im Baue der Schale, welchem wir besondere Aufmerksamkeit schenken müssen, finden wir ausserordentliche Mannigfaltigkeit; schon in der Zusammensetzung treten zwei verschiedene Typen auf, welche auffallend voneinander abweichen, wenn es auch an Bindegliedern zwischen den Extremen nicht fehlt. Wir sehen einerseits Formen mit kalkiger, andererseits solche mit horniger Schale, welch' letztere auch im fossilen Zustande an ihrem eigenthümlichen Glanze in der Regel leicht zu erkennen ist; während die ersteren aus kohlensaurem Kalke bestehen, sind die letzteren aus abwechselnden Lagen von horniger, organischer Substanz und von einem Gemenge von kohlensaurem und phosphorsaurem Kalke gebildet. Diese Unterschiede in dem Bildungsmateriale sind von sehr grosser Bedeutung, namentlich wegen der geologischen Verbreitung der beiderlei Typen; aus den allerältesten fossilführenden Ablagerungen im unteren Theile der cambrischen Formation sind noch gar keine kalkschaligen Typen bekannt, die allerdings sehr geringe Brachiopodenfauna hat ausschliesslich Hornschalen, diese dominiren auch in den jüngeren cambrischen Ablagerungen noch vollständig über die äusserst spärlichen Kalkschalen. Im Silur sind hornschalige Arten zwar ziemlich zahlreich, aber sie werden von den kalkschaligen schon um ein Vielfaches übertroffen, während in allen späteren Bildungen bis auf den heutigen Tag die hornschaligen Formen stets nur in ganz geringer Anzahl untergeordnet auftreten.

Neben der chemischen Zusammensetzung ist die mikroskopische Structur der Klappen von grosser Bedeutung; wie sich diese bei den hornschaligen Brachiopoden verhält, haben wir schon gesehen, bei den kalkschaligen treten hier verschiedene Ausbildungsweisen auf. Bei den schlosstragenden Vorkommnissen ist die Schale mit wenigen Ausnahmen aus überaus feinen, prismatischen Fasern

zusammengesetzt, welche dicht aneinander gedrängt sind und in schräger Richtung von der inneren zur äusseren Oberfläche der Schale verlaufen; wo keine weitere Complication eintritt, erhalten die Klappen durch diese Anordnung ein eigenthümliches, oft seidenglänzendes, faseriges Aussehen, und das Vorhandensein solcher »Faserschalen« gehört zu den Merkmalen, welche zur Bestimmung der Gattungen von grösster Wichtigkeit sind (Fig. 159).




Fig. 159. *a* Faserschale, *b* punktirte Schale eines Brachiopoden. Stark vergrössert, nach Carpenter.

Im Gegensatze dazu steht die punktirte Schalenstructur; bei einiger Aufmerksamkeit sieht man bei manchen Brachiopoden schon mit freiem Auge, dass die Klappen über und über mit feinen Poren bedeckt sind, oft bemerkt man sie erst unter der Lupe, und bei einzelnen ist ziemlich starke mikroskopische Vergrösserung zu deren Wahrnehmung nothwendig. Bei genauerer Untersuchung findet man, dass hier die Schale ihrer ganzen Dicke nach von senkrechten Poren durchsetzt ist, welche innen enger, aussen weiter werden. Die Bedeutung dieser Einrichtung ist sehr zweifelhaft; man hat sich überzeugt, dass von der Innenseite Ausstülpungen des Mantels in diese Poren eintreten, allein diese können doch kaum zur Communication mit dem Meerwasser dienen, da die Schalen bei Lebzeiten des Thieres von aussen mit einer Membran überzogen sind.

Man muss sich übrigens hüten, diese Punktirung der Schale nicht mit einer anderen Erscheinung zu verwechseln; bei einigen allerdings nicht zahlreichen Brachiopoden sieht man nämlich die Oberfläche mit einem äusserst feinen und regelmässigen Netzwerke zarter, erhabener Leisten bedeckt, welche vertiefte Gruben zwischen sich einschliessen, die aber die Schale nicht durchbohren; bisweilen ist die innere Schicht hornig, das darauf liegende Netzwerk von Leisten dagegen kalkig. Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man zu der irrigen Ansicht kommen, dass bei diesen Formen die Klappen von verhältnissmässig sehr grossen Poren durchsetzt seien, und in der That ist dieser Fehler auch begangen worden; es ist daher Vorsicht bei der Behandlung solcher Formen nöthig.

Das Gehäuse besteht bei allen Brachiopoden aus zwei Klappen, an denen man wie bei den Muscheln die Wirbel, von denen das Wachsthum ausgeht, leicht unterscheiden kann; der bei den Wirbeln gelegene Rand heisst Schloss- oder Angelrand, der ihnen gegenüberliegende Stirnrand. Die Orientirung ist übrigens eine durchaus andere als bei den Muscheln; die Lage des Thieres in der Schale ist derart, dass man nicht eine rechte und linke Klappe, eine vordere und hintere Schalenhälfte unterscheiden kann, sondern die Symmetrieebene geht, abgesehen von zufälligen Verzerrungen, genau durch die Mittellinie der

beiden Schalen hindurch; wenn wir ein Exemplar mit zwei deutlich voneinander verschiedenen Klappen betrachten, so ist die meist stärker gewölbte und mit kräftiger vorspringenden Wirbeln versehene Schale bei natürlicher Lage die obere und soll dem Bauche des Thieres entsprechen, sie heisst in Folge dessen die Bauch- oder Ventralschale oder auch die grosse, oder nach einer in der Regel vorhandenen Oeffnung die durchbohrte Schale, während die entgegengesetzte den Namen Rücken- (Dorsal-) Klappe oder kleine, undurchbohrte Klappe führt. Leider herrscht gerade in diesen Bezeichnungen viele Verwirrung, indem in früherer Zeit, als man nur das Gehäuse ohne Rücksicht auf dessen Bewohner berücksichtigte, sich eine gerade entgegengesetzte Terminologie eingebürgert hat: die durchbohrte Schale wurde Rücken-, die undurchbohrte Bauchschale genannt. Diese Bezeichnungsweise findet sich vor Allem in den für die Kenntniss der fossilen Brachiopoden grundlegenden Schriften von Leopold von Buch, und manche Autoren, z. B. Quenstedt, dessen Werke sich durch die grosse Schärfe der Beobachtung auszeichnen, haben sich bis jetzt zu einer Aenderung nicht bequemt; es ist daher vor der Benützung eines Werkes immer nothwendig, sich zu überzeugen, in welchem Sinne die Worte Bauch und Rücken gebraucht werden. Uebrigens ist auch die jetzt meist übliche Deutung von Bauch und Rücken nicht ohne Bedenken.

Die Schalen der Brachiopoden sind theils frei, sie liegen dann einfach am Meeresboden, theils sind sie angeheftet oder angewachsen; bei angehefteten Formen tritt entweder durch eine Oeffnung zwischen beiden Klappen oder weit häufiger durch ein Loch, welches die Bauchschale durchbohrt, ein muskulöser Stiel hervor, welcher sich an einen Stein, eine andere Schale, kurz an irgend einen festen Körper anheftet; bei fossilen Formen ist dieser Stiel natürlich nicht erhalten, wir können aber auf dessen Anwesenheit aus dem Vorhandensein des für seinen Durchtritt bestimmten Schalenloches schliessen. Ja in manchen Fällen kann man sich überzeugen, dass gewisse Brachiopoden in der Jugend angeheftet waren, im Alter dagegen den Stiel verloren, indem sich bei den ausgewachsenen Exemplaren das Loch verschliesst oder sehr einengt. Wieder andere sind unmittelbar mit einer ihrer Klappen angewachsen, und in diesem Falle erhält oft das ganze Gehäuse, der Form der Unterlage entsprechend, eine unregelmässige Gestalt.



Fig. 160. *Rhynchonella* mit unterständigem, von einem Deltidium umschlossenen Loche, nach Quenstedt.

Der Wirbel der Bauchschale tritt sehr häufig schnabelartig vor und ist bei sehr vielen Formen an seiner Spitze durch das für den Muskelstiel bestimmte, endständige Loch abgestutzt. Wenn man ein solches Exemplar genauer betrachtet, so findet man, dass es dann in der Regel nach unten gegen den

Schlossrand durch ein eigenes, zweitheiliges Schalenstück, das »Deltidium«, abgegrenzt ist *(Deltidium sectans)*; bei anderen liegt das Loch unter dem Schnabel (»unterständig«), und dann kann dasselbe ganz innerhalb eines solchen Deltidiums liegen (*Deltidium amplectens*, Fig. 160), oder das Loch nimmt überhand und reducirt das Deltidium auf zwei kleine, voneinander getrennte Kalkstückchen *(Deltidium discretum)*. Manche Formen haben an der Stelle, an welcher andere das Deltidium haben, eine grosse dreieckige »Deltidialöffnung«, die aber wieder durch ein compactes Kalkstück, das »Pseudodeltidium«, verschlossen sein kann, und dieses kann wieder ein rundes Loch für den Muskelstiel tragen (Fig. 161).

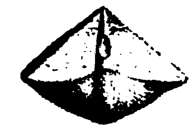


Fig. 161. *Cyrtia* mit durchbohrtem Pseudodeltidium in der Area, nach Quenstedt.

Ueber der Schlosslinie erhebt sich bei sehr vielen Brachiopoden entweder nur an der Bauchschale oder sowohl an dieser als an der Rückenschale ein dreieckiges abgeplattetes Feld, das Schlossfeld oder die Area, welche eine echte heisst, wenn sie an den Seiten durch scharfe Kanten abgegrenzt ist, eine falsche dagegen, wenn sie in allmäliger Rundung in den Seitentheil der Schale übergeht; der Deltidialapparat liegt, wenn ein solcher vorhanden ist, immer in der Mitte der Area, welche bald ausserordentlich hoch und breit, bald sehr niedrig oder schmal sein kann (Fig. 162).



Fig. 162. *Spirifer* mit Area und Deltidialöffnung, nach Quenstedt.

Wenn wir uns dem Innern der Schalen zuwenden, so ist vor Allem die Art und Weise, wie die beiden Klappen miteinander verbunden sind, von grosser Bedeutung; bei einem Theile der Brachiopoden, nämlich bei allen hornschaligen und einem kleinen Theile der kalkschaligen Formen (z. B. *Productus*) fehlt ein aus Zähnen bestehender Schlossapparat, wie er bei den Muscheln auftritt, die Schalen werden lediglich durch Muskeln zusammengehalten, während bei der grossen Mehrzahl aller Kalkschaler eine Verbindung durch Schlosszähne vorhanden ist, welche an diejenigen der Muscheln zwar in manchen Punkten erinnern, aber in anderen wieder wesentliche Abweichungen von diesem Typus zeigen.

Wie schon früher erwähnt, findet wenigstens bei den jetzt lebenden Formen das Verhältniss statt, dass alle Brachiopoden ohne Schlossverbindung einen auf der rechten Seite des Thieres mündenden After haben, während den mit Schloss versehenen Brachiopoden der After fehlt und der Darm bei ihnen blind endet; diese Combination der Merkmale macht es schwer, zu entscheiden, welche von beiden Abtheilungen höher organisirt ist. Das Vorhandensein eines Schlosses stellt eine vollkommenere Entwicklung der Schale dar, und wir treffen bei den Schlossträgern auch ein vollkommeneres Nervensystem, während andererseits

die Schlosslosen in der Einrichtung des Verdauungsapparates, der in einen After endet, weit überlegen sind.

Wie dem auch sei, jedenfalls bieten die angegebenen Charaktere wichtige Anhaltspunkte für die Eintheilung der Brachiopoden; man scheidet diese ganze Classe in der Regel in zwei Hauptgruppen, in Testicardines (Arthropomata, Apygia) mit Schloss und ohne After, und in Ecardines (Lyopomata, Pleuropygia) ohne Schloss und mit After. Allerdings können wir die Verhältnisse des Darmcanales nur bei den lebenden Formen prüfen, bei den fossilen dagegen ist das Vorhandensein oder Fehlen eines Schlosses das einzige durchgreifende Merkmal; wir haben gar keine Rechtfertigung für die Annahme, dass wirklich alle fossilen Testicardines ohne After gewesen seien, ja dieselbe ist nicht einmal wahrscheinlich, und daher ist auch die Anwendung der auf letzteren Charakter bezüglichen Namen Pleuropygia und Apygia in der Paläontologie durchaus verwerflich.[1]) Uebrigens bietet auch das Schloss kein ganz sicheres Mittel, um beiderlei Abtheilungen scharf voneinander zu scheiden, und wir werden eine Anzahl von Formen kennen lernen *(Trimerella, Orthisina),* welche auf innigen Zusammenhang zwischen Testicardines und Ecardines hinweisen.

Bei den Schlosslosen, bei welchen nicht nur die Bewegung der Schalen gegeneinander, sondern auch deren Zusammenhalten durch die Muskulatur allein bewirkt wird, ist diese letztere in ziemlich complicirter Weise entwickelt. Wenn man z. B. eine lebende *Lingula* betrachtet, so findet man eine Reihe von Muskeln, welche von einer Schale zur andern laufen; einer derselben, welcher ganz in der Nähe der Wirbel, und ein weiteres Paar, das rechts und links nahe der Mitte liegt, werden als Adductoren oder Schliessmuskeln bezeichnet, da sie durch ihre Zusammenziehung die Schliessung der Schale bewirken, ebenso wie die entsprechenden Theile der zweischaligen Muscheln; gegen die Ränder zu liegen dann drei Paare weiterer Muskeln, die Gleitmuskeln, welche durch ihre Action nicht ein Auf- und Zuklappen, sondern eine seitliche Verschiebung der Schalen bewirken. Bei fossilen Exemplaren sind die Muskeln selbst nicht erhalten, man sieht jedoch bei günstiger Erhaltung die Eindrücke der Muskelansätze an der Innenseite der Schale.

Ganz anders ist die Einrichtung bei den Schlosstragenden; das Schloss ist in der Weise eingerichtet, dass in der grossen oder Bauchschale neben dem Deltidium zwei vorragende, gekrümmte Schlosszähne stehen, welche in vertiefte Gruben der Rückenschale, die Zahngruben, eingreifen; die Zähne sind häufig durch im Wirbel stehende senkrechte Platten, die sogenannten Zahnstützen oder Zahnplatten, gestützt, welche bald ziemlich klein sind, bald ausserordentlich bedeutende Grösse annehmen; die Zahngruben der kleinen Schale

---

[1]) Aus demselben Grunde sind auch die von King vorgeschlagenen Namen *Clistenterata* und *Tretenterata* unbrauchbar.

sind gegen innen durch die sogenannten Schlossplättchen begrenzt und ebenfalls häufig durch senkrecht stehende Zahnplatten gestützt. Das Zusammenklappen der Schalen wird auch hier in gewöhnlicher Weise durch Schliessmuskeln oder Adductoren bewirkt, deren Eindrücke bei den fossilen Stücken beobachtet werden können. Sehr eigenthümlich ist dagegen der Mechanismus, durch welchen die Schalen geöffnet werden; bei den Muscheln geschieht dies bekanntlich durch die Action eines elastischen Schalenligaments, bei den Brachiopoden ist nichts Derartiges vorhanden, und da im Innern gelegene Muskeln durch ihre Zusammenziehung, die einzige Art, in der sie zu wirken im Stande sind, wenigstens nicht unmittelbar die Klappen öffnen können, so ist der Vorgang hier nicht sofort klar. Bei näherer Betrachtung findet man, dass in der Mitte der Schlosslinie der kleinen Klappe ein kräftiger, nach innen vorspringender Fortsatz, der Schlossfortsatz, vorhanden ist, an welchen sich sehr kräftige Muskeln, die Cardinal- oder Schlossmuskeln, ansetzen, deren anderes Ende in der Bauchschale angeheftet ist; contrahiren sich diese Muskeln, so ziehen sie den Schlossfortsatz nach einwärts, und dadurch wird die Klappe etwas um die Schlosslinie gedreht und geöffnet.

Von anderen Theilen im Innern der Schale ist zunächst zu erwähnen, dass häufig in der Mittellinie der grossen oder der kleinen Klappe eine erhabene Leiste, ein sogenanntes Septum, vorkömmt; weit wichtiger jedoch sind jene höchst eigenthümlichen Kalkbänder oder Lamellen, welche bei manchen Familien im Innern der Schale als Stützen der sogenannten Arme, der oben besprochenen spiraligen Mundanhänge, auftreten; dieses »Armgerüst« gehört, wenn vorhanden, immer ausnahmslos der kleinen Schale (Rückenschale) an und geht hier in der Regel von den Schlossplättchen aus. Bei einfachster Entwicklung besteht das Gerüst nur aus zwei schräg nach vorwärts gerichteten Kalklamellen, Crura, wie sie bei der Familie der Rhynchonelliden vorhanden sind; weit verwickeltere Bildungen treten dagegen bei den Terebratuliden auf, bei welchen ein zu einer Schleife gewundenes, überaus zartes Kalkband vom Schlossrande der kleinen Klappe mehr oder weniger weit in den offenen Raum zwischen beiden Schalen vorspringt; bei den *Helicopegmata* gesellen sich dazu noch zwei kegelförmig aufgerollte, kalkige Spiralbänder, verkalkte Stützen der spiralen Mundsegel. Diese Bildungen sind für die Kennzeichnung und Unterscheidung einzelner Familien und Gattungen von sehr grosser Wichtigkeit, und wir werden später noch eingehend auf deren Eigenschaften zurückkommen.

Ecardines.

Die Ecardines oder schlosslosen Brachiopoden finden sich schon in den allerältesten versteinerungsführenden Ablagerungen, ja das allerälteste überhaupt bestimmbare Fossil, das wir kennen, ist ein Vertreter dieser Abtheilung;

es ist *Lingulella ferruginea* Salt., deren winzige Schälchen in den ältesten cambrischen Schichten von Wales gefunden worden sind. Diese Form gehört zu der hornschaligen Familie der Linguliden, bei welcher beide Schalen nahezu gleich, oval oder annähernd viereckig und von geringer Dicke sind; die Schliessmuskeln und die Gleitmuskeln, welch' letztere nicht ganz am Rande angebracht sind, haben keine tiefen Eindrücke hinterlassen; ein kräftiger Muskelstiel tritt durch einen Ausschnitt zwischen den Wirbeln der beiden Klappen vor. Die wichtigste Gattung dieser Abtheilung ist *Lingula* selbst (Fig. 163), welche von der cambrischen Formation bis heute in grosser Artenzahl vorkömmt. Die Hauptblüthe findet in der cambrischen und silurischen Zeit statt, welche zusammen allein gegen 150 verschiedene Arten geliefert haben, weit mehr als alle anderen Formationen; schon im Devon ist die Zahl der Formen eine weit geringere (einige 30), und in den späteren Perioden wird auch diese Menge bei weitem nicht mehr erreicht. Aus der Jetztwelt kennt man etwa ein Dutzend Arten, von denen die bekannte *Lingula anatina* an einzelnen Punkten in ausserordentlicher Menge vorkömmt. Unter allen jetzt lebenden Gattungen des Thierreiches stellt *Lingula* den alterthümlichsten Typus dar, und die Abweichungen zwischen den Schalen der geologisch ältesten und der jüngsten Vertreter sind überaus gering. Um so bemerkenswerther ist es, dass die lebenden Arten ausschliesslich in ganz seichtem Wasser vorkommen; die meisten wohnen zwischen dem Meeresspiegel und 10 Faden Tiefe, und noch nie ist ein Exemplar aus mehr als 60 Faden heraufgebracht worden. Es ist das einer der schlagendsten Belege, welche zeigen, wie unrichtig die Ansicht ist, dass gerade die Tiefseefaunen einen alterthümlichen Charakter haben sollen.



Fig. 163. *Lingula truncata* aus oberer englischer Kreide, nach Davidson.

Wie die Linguliden, so tragen auch die ebenfalls hornigen Disciniden den Charakter der Schlosslosen in vollster Reinheit an sich. Die Schalen sind rund, ungleich, mit centralem oder subcentralem Wirbel, der Muskelstiel tritt durch einen Schlitz oder eine ovale Oeffnung aus, welche in der Bauchschale zwischen Wirbel und Rand liegt. Der Hauptrepräsentant dieser Familie, die Gattung *Discina,* die man wohl mit Unrecht in einige Untergattungen aufzulösen versucht hat, beginnt gleich den Linguliden schon in einem sehr tiefen Theile der cambrischen Formation und bleibt an Alter nur sehr wenig hinter *Lingulella ferruginea* zurück. In der cambrischen und silurischen Formation ist *Discina* durch nahezu hundert verschiedene Arten vertreten, welche denjenigen der Jetztzeit zum Theile schon ganz ausserordentlich ähnlich sind; auch in allen zwischenliegenden Formationen finden sich Vertreter, allerdings in beschränkter Artenzahl, welche in der Regel, abgesehen von ihrer Gestalt, schon an dem eigenthümlichen Firnissglanze der Schalen erkennbar sind. Merkwür-

digerweise ist auch diese uralte Gattung, welche mit *Lingula* an Alterthümlichkeit wetteifern kann, in der Jetztwelt ganz vorwiegend in seichtem Wasser zu Hause; nur eine Art macht eine Ausnahme davon und steigt bis in sehr bedeutende Tiefen hinab, ja sie ist unter allen lebenden Brachiopodenarten mit einer einzigen Ausnahme diejenige, welche nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse die grösste Tiefe erreicht (2400 Faden).[1] Als eine abweichende, aber immerhin mit *Discina* verwandte Form mag hier noch ihrer merkwürdigen Schalenbeschaffenheit wegen die silurische Gattung *Trematis* erwähnt werden, welche sich dadurch auszeichnet, dass sich über die Hornschale ein feines und regelmässiges Netzwerk von äusserst zarten Kalkleisten legt.

In den Linguliden und Disciniden haben wir zwei Typen kennen gelernt, welche nebeneinander schon in den ältesten cambrischen Bildungen auftreten, ohne durch Zwischenformen verbunden zu sein; wenn auch die Entwicklung des Schlitzes von *Discina* aus einem Ausschnitte in der Wirbelgegend sehr leicht denkbar ist, so fehlen die Mittelformen doch thatsächlich,[2]) und eine gemeinsame Stammform kann nur in vorcambrischer Zeit existirt haben. Sehr verschieden aber verhalten sich diese beiden uralten Gruppen zu den übrigen Brachiopoden; die Disciniden stehen durchaus vereinzelt da, ohne die geringste Spur einer Anknüpfung an andere Formen; die schon erwähnten Gattungen *Trematis* und *Discinolepis* sind die einzigen, für welche eine Abstammung von *Discina* wahrscheinlich ist; wir haben also einen unfruchtbaren Stamm ohne nennenswerthe Abänderungsfähigkeit, der sich, ohne Ausbreitung zu gewinnen, trotzdem forterhält. Ganz anderer Art sind die Beziehungen der Linguliden; sie zeigen Uebergänge zu anderen Formen, und bei ihrem überaus hohen Alter und der Einfachheit ihrer Schalenbildung wird man geneigt sein, sie als die Stammtypen zu betrachten, aus welchen sich andere Gruppen entwickelt haben.

Zunächst ist es die Familie der Oboliden, welche sich an die Linguliden anschliesst; schon unter den letzteren sehen wir bei der oben genannten uralten Gattung *Lingulella* eine leichte Ungleichheit der etwas dickeren Klappen, die

---

[1]) Für das Vorkommen von *Lingula* und *Discina* vergl.: Suess, Wohnsitze der Brachiopoden. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1859. — Davidson, Report on the Brachiopoda dredged by the Challenger. Challenger-Berichte, Zoologie, Bd. I.

[2]) Man könnte allerdings die von Waagen beschriebene Gattung *Discinolepis* als ein solches Bindeglied betrachten, da hier statt des umgrenzten Discinenschlitzes ein ziemlich tiefer, vom Rande aus vordringender Einschnitt vorhanden ist; gegen eine solche Annahme spricht aber das verhältnissmässig jugendliche Alter von *Discinolepis*, welche dem unteren Theile der Kohlenformation angehört. Wir haben es vermuthlich mit einer secundären Modification des Discinenschlitzes zu thun. Auch *Trematis* kann trotz ihres bis an den Rand reichenden Schlitzes wegen der verwickelten Schalenstructur nicht in Betracht kommen. Vergl. W. Waagen, Salt Range Fossils, Productus Limestone. Palaeontologia Indica, ser. 13, pag. 749, Taf. LXXXVI, Fig. 5—7.

Bauchschale hat eine Art von Area mit vertiefter Furche für den Austritt des Muskelstieles, die Muskeleindrücke sind tiefer als bei *Lingula*; bei *Lingulepis* tritt ein schwaches Medianseptum in der Bauchschale auf. Durch diese cambrischen Formen werden wir zu *Obolus* geführt (Fig. 164), mit verdicktem Schlossrande, der eine Furche für den Muskelstiel trägt, mit kalkighornigen, etwas dickeren Schalen, welche sehr deutliche Muskeleindrücke tragen; die Eindrücke der Gleitmuskeln sind an den Rand der Schale gerückt.



Fig. 164. *Obolus Apollinis* aus russischem Cambrium. Grosse Klappe, von innen, nach Quenstedt.

Die Oboliden sind fast ganz auf die cambrischen und untersilurischen Ablagerungen beschränkt; *Obolus Apollinis,* die bekannteste Art der ganzen Abtheilung, tritt massenhaft in den cambrischen »Ungulitensandsteinen« der Umgebung von Petersburg auf. Auch die anderen Arten von *Obolus,* sowie die verwandten Gattungen *Obolella, Kutorgina, Monobolina, Leptobolus, Acrothele* sind cambrisch und untersilurisch, nur *Schmidtia* reicht bis ins Devon, und einen letzten Ausläufer hat Waagen aus dem unteren Theile der Kohlenformation der Salt Range im nordwestlichen Indien beschrieben *(Neobolus).*

Der Gehalt an organischer Substanz in der Schale tritt bei den Oboliden gegen denjenigen an unorganischer schon zurück, während bei den Linguliden das Gegentheil der Fall ist; dadurch wird eine Annäherung an die rein kalkigen Formen erzielt, unter welchen die vorwiegend silurische Familie der Trimerelliden die meiste Verwandtschaft zeigt.[1]) Zunächst reiht sich an die Oboliden die Gattung *Dinobolus* an, einem grossen *Obolus* ähnlich, kalkig, rund, die grosse Klappe mit schwach vorragendem Schnabel und breiter Area, welche in der Mitte eine seichte Furche trägt. Das wichtigste Merkmal besteht darin, dass in jeder Klappe eine »Centralplatte« auftritt, eine Kalkplatte, welche den Muskeln zur Ansatzstelle dient; bei *Dinobolus* ist sie noch schwach entwickelt, so dass ein sehr wesentlicher Unterschied gegen die »Muskelplatte«, wie sie gelegentlich bei den Oboliden auftritt *(Leptobolus),*

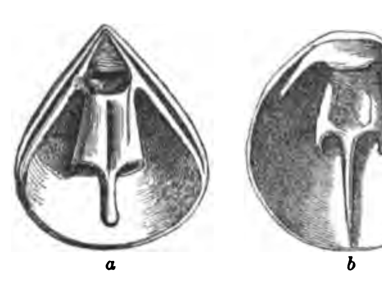


Fig. 165. *Trimerella Lindströmi* aus gotländischem Obersilur, nach Davidson und Lindström. *a* Inneres der grossen Klappe, *b* Inneres der kleinen Klappe.

[1]) Vergl. namentlich: Lindström, Om Brachiopodenslägtet Trimerella. Öfvers. Vetensk. Akad. Förhandl., Stockholm 1867, vol. XXIV, pag. 253. — Davidson and King, On the Trimerellidae, a palaeozoic Family of Palliobranchs or Brachiopoda. Quart. Journ. Geol. Soc., 1874, pag. 124.

nicht vorhanden ist. Bei den typischen Trimerelliden *(Trimerella, Monomerella)* finden sich alle Eigenthümlichkeiten in weit höherem Maassstabe entwickelt; bei *Trimerella* (Fig. 165), welche von besonderer Wichtigkeit ist, hat die grosse Klappe einen mächtigen Schnabel mit grosser Area und stark ausgebildetem Pseudodeltidium, in jeder Schale findet sich die breite, vom Schlossrande bis gegen oder über die Mitte sich ausdehnende Centralplatte, welche gegen den Stirnrand in ein Medianseptum ausläuft. Auf den Platten liegen Eindrücke der Schliessmuskeln, während diejenigen von Gleitmuskeln an den Rändern mehr oder weniger deutlich entwickelt sind. Vor Allem aber ist in hohem Grade wichtig, dass bei einigen Arten von *Trimerella* schwach entwickelte Schlosszähne vorhanden sind, so dass sich also hier der Charakter der zweiten grossen Hauptabtheilung der Brachiopoden, der Abtheilung der Testicardines oder Schlossträger, zu zeigen beginnt. Auch das bogenförmige Vortreten des Angelrandes in der Rückenschale muss ohne Zweifel als der Beginn der Bildung eines Schlossfortsatzes betrachtet werden. Diese Formen, denen noch aus der Kohlenformation der Salt Range in Indien *Davidsonella* und vermuthlich auch *Spondylobolus* aus dem Untersilur angereiht werden müssen, führen uns zu den schlosstragenden Brachiopoden hinüber, unter welchen sie sich zunächst an die Familie der Orthiden anschliessen. So sehen wir von dem einfachsten Typus der Brachiopoden, von *Lingula,* eine aus nahe zusammenhängenden Gliedern bestehende Kette von Formen zu den Testicardines hinüberführen; *Lingula, Lingulella, Lingulepis, Obolus, Leptobolus, Dinobolus, Trimerella* sind die einzelnen Etappen auf diesem Wege, und auf der anderen Seite reihen sich ihnen die Orthisinen als die den Ecardines noch am nächsten stehenden Typen der Schlossträger an.

Ehe wir diese Beziehungen weiter verfolgen, müssen wir noch zwei eigenthümliche und ziemlich isolirt dastehende Familien der Ecardines betrachten, nämlich die Siphonotretiden und die bekannten Todtenkopfmuscheln oder Craniaden. Die ersteren umfassen ausschliesslich cambrische und silurische Formen, bei welchen die Bauchschale erheblich grösser ist als die Rückenklappe, und deren bedeutend erhabener Wirbel von einem kleinen Loche für den Durchtritt des Muskelstieles durchbohrt ist; es gehören hierher als wichtigste Gattungen *Siphonotreta* und *Acrotreta,* denen sich noch ausserdem *Mesotreta, Volborthia* und *Helmersenia* anschliessen. Die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Formen sind nicht vollständig klar; in dem Umstande, dass das Loch für den Muskelstiel die Bauchschale durchbohrt, liegt, wie Waagen hervorhebt, eine entschiedene Annäherung an die Disciniden, dagegen stellen sich aber auch sehr wesentliche Abweichungen ein. Bei den Siphonotreten ist die durchbohrte Schale die grössere, das Loch liegt genau im Wirbel und ist von ganz anderer Gestalt als bei den Discinen, und so können wir noch keine bestimmte Ansicht über die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Formen äussern.

Eine ähnlich isolirte Stellung nehmen die Craniaden ein; es sind das kleine, kalkschalige Brachiopoden, deren eine Klappe meist festgewachsen ist, bald mit ihrer ganzen Aussenseite, bald nur mit einem ganz kleinen Theil ihrer Oberfläche (Fig. 166). Die Schalen sind kalkig und dick und zeigen eine eigenthümlich abweichende Structur, indem von der Innenseite nach aussen zahlreiche feine Canäle verlaufen, welche sich in der äusseren Schalenschicht verzweigen. Der Umriss der Schalen ist meist gerundet oder viereckig, im Innern läuft rings um die Schale ein breiter ovaler Saum, der oft gekörnelt ist; innerhalb dieses Saumes finden sich vier grosse Muskeleindrücke, welche in Lage und Anordnung sehr an diejenigen von *Obolus* erinnern, ferner im Centrum ein erhabener Fortsatz, welcher die Arme stützt; ausserdem sieht man fast immer fingerförmige Gefässeindrücke.



Fig. 166. *Crania Brattenbergensis* aus der oberen Kreide; Inneres der kleinen Klappe, nach Davidson.

Die eigenthümliche Combination der vier Muskeleindrücke mit dem medianen Fortsatze gibt dem Innern der Schalen ein Aussehen, welches auffallend an einen Todtenkopf erinnert, und in Folge dessen haben diese kleinen Fossilien, die »Todtenkopfmuscheln«, schon seit lange die Aufmerksamkeit erregt. Das Vorkommen der Cranien erstreckt sich vom Silur bis auf den heutigen Tag, und zwar mit grosser Gleichmässigkeit der Charaktere; höchstens liesse sich an Unterschieden erwähnen, dass die ältesten Cranien meist nicht festgewachsen sind und sich durch verhältnissmässig bedeutende Grösse der vorderen Muskeleindrücke auszeichnen; die Kreideformation ist vor Allem durch das häufige Auftreten dieser Formen ausgezeichnet; die jetzt vorkommenden Cranien leben vorwiegend in den kälteren nördlichen Meeren, eine einzige Art ist in den westindischen Gewässern aufgefunden worden; es ist dabei entschieden bemerkenswerth, dass eine ähnliche Vertheilung auch schon in der Kreidezeit geherrscht zu haben scheint, indem auch hier die meisten Cranien von nördlicher gelegenen Fundorten, am häufigsten aus Norddeutschland, Belgien und vor Allem aus Scandinavien stammen.

Wir schliessen damit die Betrachtung der Ecardines, der schlosslosen Brachiopoden; sie stellen einen uralten Stamm dar, dessen Hauptblüte in die Zeit der cambrischen und silurischen Ablagerungen fällt und von dem heute nur mehr wenige Repräsentanten als wahre lebende Fossilien übrig bleiben, als diejenigen Formen, welche unter allen jetzt lebenden Thieren den alterthümlichsten Charakter zeigen; sie bewohnen in den jetzigen Meeren ganz vorwiegend seichtes Wasser, wie namentlich von Suess hervorgehoben wurde und die neuesten Tabellen von Davidson aufs Klarste ergeben. Man kennt jetzt die Standorte von 22 (unter 30 überhaupt beschriebenen) Ecardines; darunter ist eine einzige Tiefseeart, die übrigen 21 kommen in seichtem Wasser vor und

nur eine von diesen reicht auch bis an die Tiefseezone hinunter, alle anderen überschreiten die Hundertfadenlinie nicht.

Testicardines, Eleutherobranchier.

Wenn wir uns den Testicardines zuwenden, so finden wir bei denselben eine wesentlich andere geologische Verbreitung als bei den Ecardines; in cambrischen Ablagerungen sind sie nur äusserst schwach durch einzelne Arten der Gattung *Orthis* vertreten, sie vermehren sich sehr erheblich im Untersilur, erreichen aber den Höhepunkt ihrer Entwicklung erst im Obersilur und Devon, also zu einer Zeit, in welcher die Ecardines schon sehr in der Abnahme begriffen sind. In der Kohlenformation und im Perm[1]) sind die Schlossträger noch überaus reichlich vertreten, von da an aber nehmen sie sehr bedeutend ab, zunächst an Mannigfaltigkeit der Familien und Gattungen, später an Arten und Individuen, sind aber den Schlosslosen immer noch sehr wesentlich überlegen.

Die Testicardines bilden eine überaus grosse und mannigfaltige Formengruppe, innerhalb welcher sehr gut nach einem ausserordentlich wichtigen Merkmale zwei Hauptabtheilungen unterschieden werden können, nämlich die Formen, bei welchen kein freies Armgerüst vorhanden ist *(Eleutherobranchiata)*, und diejenigen, bei welchen ein solches entwickelt ist *(Pegmatobranchiata)*.[2]) Die erstere Abtheilung stellt den ursprünglicheren Typus dar, welcher den Ecardines noch am nächsten steht, und ihre Entwicklung ist fast ganz auf die paläozoische Zeit beschränkt, nur ganz vereinzelte Formen kommen noch in der Trias vor, und die vielfachen Angaben über das Vorkommen im Lias haben sich zum grössten Theil als unrichtig erwiesen.

Unter den vier Familien, in welche die Eleutherobranchier zerfallen (Orthiden, Porambonitiden, Productiden und Coralliopsiden), treten uns die Orthiden oder Strophomeniden als die geologisch ältesten und die den schlosslosen Brachiopoden am nächsten stehenden in erster Linie entgegen; die ganze Abtheilung mit ihrer ungeheuren Artenmenge hat ihren Hauptsitz in silurischen und devonischen Ablagerungen. Es gehören hierher kalkige Formen, fast stets mit punktirter, nur ausnahmsweise mit faseriger Schale *(Orthisina)*; allerdings ist die Punktirung bei einem grossen Theile der Formen keine ganz normale;

---

[1]) Seitdem die Fauna der indischen Productenkalke bekannt geworden ist, kann die Permformation als an Brachiopodenreichthum hinter der Kohlenformation nicht zurückstehend betrachtet werden. Vergl. Waagen, Palaeontologia Indica, a. a. O.

[2]) M. Neumayr, Ueber die Brachialleisten der Productiden. Neues Jahrbuch für Mineralogie u. s. w., 1883, Bd. II, S. 35. — Für dieselbe Formengruppe, welche ich als Eleutherobranchier bezeichnet habe, gab Waagen in demselben Jahre den Namen »*Aphaneropegmata*« (Palaeontologia Indica, pag. 447). Welche von beiden Bezeichnungen die Priorität hat, weiss ich nicht zu sagen.

mit ziemlich senkrecht die Schale durchsetzenden Poren ist nur die Gattung *Orthis* (im weiten Sinne) versehen, bei den wichtigsten anderen Sippen, bei *Strophomena, Leptaena, Streptorhynchus* verlaufen Durchbohrungen schräg vom Schaleninnern gegen den Wirbel.[1]) Die äussere Gestalt der Gehäuse ist meist etwas zusammengedrückt, die Wirbel wenig vorspringend, die Schlosslinie lang und gerade, und über derselben befindet sich in jeder Klappe eine oft sehr niedrige Area, welche in der Bauchschale einen offenen oder durch ein Pseudodeltidium verschlossenen dreieckigen Spalt trägt. In der Bauchschale stehen zwei Schlosszähne, in der Rückenschale zwei Zahngruben und ein kräftiger Schlossfortsatz. Die Muskeleindrücke sind stark entwickelt; in der grossen Klappe liegen in der Regel deren vier in einer gemeinsamen Vertiefung, von denen die beiden unmittelbar an der Mittellinie gelegenen den Schliessmuskeln oder Adductoren, die seitwärts davon befindlichen dem zur Oeffnung der Klappen bestimmten Schlossmuskel oder Cardinalis angehören. Ein eigentliches Armgerüste ist nicht vorhanden, nur bei der Gattung *Orthis* (im weiten Sinne) sind in der kleinen Klappe zwei sehr unentwickelte kalkige Vorsprünge am Schlossrande vorhanden, welche den sogenannten Crura der Rhynchonellen ähnlich, nur schwächer entwickelt sind. Auf der Innenseite der Klappen sieht man bisweilen bei sehr gut erhaltenen Exemplaren Abdrücke der spiralig aufgerollten Mundsegel oder Arme.

Das Vorhandensein sehr schwacher Crura hat Waagen veranlasst, die Gattung *Orthis* (Fig. 167) im weiten Sinne von den übrigen Familienangehörigen zu trennen,[2]) und wir schliessen uns dieser Auffassung an, zumal da *Orthis*, wie oben angeführt wurde, auch in ihrer Schalenstructur erheblich von den anderen Orthiden abweicht; es dürfte rathsam sein, eine Unterfamilie der Orthinen zu unterscheiden. Ausser den schon genannten Punkten ist die Gattung noch ausgezeichnet durch das Vorhandensein einer offenen Deltidialspalte in der Area jeder Klappe. *Orthis* ist der älteste bekannte Vertreter der Testicardines und tritt schon in alten cambrischen Ablagerungen auf; im Silur erreicht sie ganz riesige Entwicklung, so dass schon nahe an 400 Arten aus dieser einen Formation beschrieben werden konnten. Im Devon und in der Kohlenformation ist die Zahl der Vertreter schon erheblich geringer, im Perm ist sie



Fig. 167. *Orthis calligramma* aus schottischem Untersilur, nach Davidson.

[1]) Davidson, Monograph of the British Fossil Brachiopoda, vol. V, pag. 294.
[2]) Waagen a. a. O., S. 548.

namentlich in den Productenkalken der Salt Range in Indien vorhanden. Ein eigenthümliches kleines Ding aus dem mittleren Lias von Lothringen ist von Friren[1]) zu den Orthiden gestellt worden und wird als eine Untergattung *Orthoidea* betrachtet; sie erinnert in der That etwas an Orthiden, doch ist die innere Einrichtung, die nur nach Schwefelkiessteinkernen untersucht wurde, noch nicht hinreichend bekannt, um die Richtigkeit der Bestimmung zu gewährleisten.

Eine sehr auffallende Gattung, welche sich enge an *Orthis* anschliesst, ist *Enteletes* aus dem Kohlenkalke und aus der permischen Formation; in der äusseren Gestalt unterscheidet sich *Enteletes* von *Orthis* namentlich durch die sehr kurze Schlosslinie; ein Theil der Arten ist durch stark vorspringende, kräftig eingebogene Wirbel und wenige, kräftige Radialrippen ausgezeichnet, die ihnen äusserlich eine sehr an die Rhynchonellidengattung *Pentamerus* erinnernde Tracht verleihen, während andere echten *Orthis* sehr ähnlich sind. Von inneren Charakteren sind die sehr entwickelten Zahnstützen zu nennen, vor Allem aber das Vorhandensein von zwei Kalklamellen, welche von der Schlossregion der kleinen Klappe »wie zwei Eberzähne« divergiren und so stark entwickelt sind, dass man die Gattung kaum mehr zu den Eleutherobranchiern stellen kann, ja sie schliesst sich in dieser Richtung näher an die später zu schildernden Rhynchonellen an. Waagen[2]) betrachtet daher auch *Enteletes* als das Bindeglied, welches die Orthiden mit den Rhynchonelliden verknüpft; allein abgesehen davon, dass *Enteletes* erst in der Kohlenformation, die Rhynchonelliden dagegen schon im unteren Silur vorhanden sind, muss die entschieden punktirte Schalenstructur von *Enteletes* im Gegensatze zu der faserigen der Rhynchonelliden Bedenken erregen, und ich kann mich nicht entschliessen, hier eine wirkliche Verwandtschaft mit den Rhynchonellen anzunehmen. Dagegen wären die Beziehungen von *Enteletes* zu der permischen und carbonischen Gattung *Rhynchopora,* welche die Eigenthümlichkeiten von *Rhynchonella* mit poröser Schale vereinigt, noch näher zu prüfen.[3])

Diejenigen Orthiden, bei welchen keine Spur freier Crura vorhanden ist und die Poren der Schale schräg zur Oberfläche verlaufen oder fehlen, fassen

---

[1]) Friren, Bull. Soc. Hist. Nat., Metz 1875, pag. 22. — Haas und Petri, Brachiopoden der Juraformation in Elsass-Lothringen. Abhandlungen zur geolog. Specialkarte von Elsass-Lothringen, 1882, Bd. II. — Nach E. E. Deslongchamps ist *Orthoidea* nur ein Jugendexemplar der bekannten *Waldheimia numismalis.*

[2]) Vergl. Waagen, Palaeontologia Indica, a. a. O., pag. 550. — Davidson, Monograph of the British Fossil Brachiopoda, vol. V, pag. 377.

[3]) Davidson, Ibid., vol. V, pag. 273. — King, Annals and Magazine of natural history, ser. 2, vol. XVII, pag. 506. — Bei *Rhynchopora* sollen sonderbarerweise einzelne Theile des Gehäuses punktirt sein, andere nicht; Davidson scheint geneigt, dies der Erhaltung zuzuschreiben.

wir unter dem Namen der **Strophomeninen** zusammen; unter ihnen tritt uns in erster Linie die Gattung *Orthisina* entgegen, welche allerdings an Formenmenge und Verbreitung weit hinter *Orthis* zurücksteht. Sie ist bisher nur aus dem Untersilur bekannt, und auch hier tritt sie nur in den baltischen Provinzen Russlands häufig auf;[1]) trotzdem kömmt dieser Gattung erhebliche Bedeutung zu, weil sie unter allen schlosstragenden Brachiopoden am meisten Verwandtschaft mit den Schlosslosen, und zwar im Besonderen mit der Familie der Trimerelliden zeigt. Schon äusserlich erinnert an diese die mächtige Area mit dem grossen Pseudodeltidium; im Innern der grossen Klappe (Fig. 168) sind die Zahnstützen gewaltig entwickelt und gegeneinander gerichtet, so dass sich dieselben in der Mittellinie der Schale unterhalb des ersten Drittels miteinander vereinigen; sie bilden so eine unter dem Wirbel gelegene, schüsselförmig vertiefte Kalkplatte, welche der Centralplatte der Trimerelliden entspricht, und die Uebereinstimmung wird um so auffallender, als sich auch bei *Orthisina* ein Medianseptum an die Centralplatte anschliesst. Weit geringere Aehnlichkeit mit *Trimerella* lässt bei *Orthisina* die kleine Klappe erkennen, welche eher mit derjenigen von *Dinobolus* verglichen werden kann; ferner ist hervorzuheben, dass in der Stärke der Schlosszähne bei unserer Gattung bedeutende Schwankungen vorkommen; bei einzelnen Arten sind sie kräftig entwickelt, bei anderen sehr schwach, so dass auch hierin eine Annäherung an die Trimerelliden vorliegt. Von den übrigen Orthiden soll sich *Orthisina*, abgesehen von der geschilderten Beschaffenheit des Schaleninnern, namentlich dadurch unterscheiden, dass die Schale nicht punktirt ist, eine Angabe, die allerdings nicht ohne Widerspruch geblieben ist und nochmaliger Untersuchung bedarf, ob dies bei allen Arten der Fall ist.

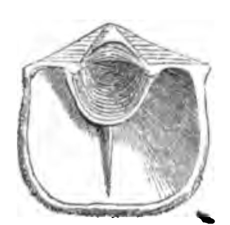


Fig. 168. *Orthisina squamata* aus russischem Untersilur; Inneres der grossen Klappe, nach Zittel.

Wir haben in *Orthisina* unzweifelhaft einen Anknüpfungspunkt für die Beziehungen zwischen schlosstragenden und schlosslosen Brachiopoden gefunden, und es entsteht die Frage, ob wir *Orthisina* als den Stammtypus betrachten dürfen, aus dem sich alle übrigen Testicardines entwickelt haben. Fassen wir zunächst das geologische Vorkommen der Reihe *Dinobolus*, *Trimerella*, *Orthisina* ins Auge, so finden wir, dass *Orthisina* untersilurisch ist, *Trimerella* obersilurisch, *Dinobolus* vorwiegend obersilurisch, nur eine Art ist untersilurisch. Die geologische Reihenfolge entspricht also der morphologischen nicht, und als ein weiterer Punkt von Bedeutung muss hervorgehoben werden, dass *Orthis*, die man naturgemäss als eine derivirte Form betrachten müsste,

[1]) A. v. Pahlen, Monographie der baltisch-silurischen Arten von *Orthisina*. Mém. Acad. Pétersb., 1877, vol. XXIV, Nr. 8.

weit älter ist als irgend eine der genannten Gattungen und schon in ziemlich tiefen cambrischen Schichten vorkömmt. Allerdings liegt darin kein entscheidender Beweis, denn in der fast unbekannten Kalkschalerfauna der cambrischen Formation könnten ja immerhin die wenig abweichenden Vorfahren der Trimerelliden und Orthisinen in der von der Hypothese geforderten Reihenfolge aufgetreten sein. Allein abgesehen davon, dass eine solche Annahme immerhin ihr Missliches hat, ist es auch morphologisch wenig wahrscheinlich, dass die gemeinsame Stammform aller Testicardines mit einer Centralplatte ausgestattet gewesen sei, welche den meisten anderen Formen dieser Abtheilung fehlt und auch bei Linguliden und Oboliden nicht vorhanden war. Weit wahrscheinlicher ist es, dass während des älteren Theiles der cambrischen Formation eine sehr mannigfaltige, auf der Grenze zwischen Ecardines und Orthiden stehende Formengruppe vorhanden war, aus welcher sich die verschiedenen Gattungen dieser letzteren Familie entwickelten; *Trimerella, Monomerella* und *Dinobolus* sind nur einzelne Reste jener alten Stammgruppe, die sich etwas länger erhalten haben, ohne dass gerade von einer dieser Gattungen die Orthiden abstammen.



Fig. 169. *Strophomena rhomboidalis* aus englischem Obersilur, nach Davidson.

Eine weitere Gruppe der Strophomeninen bildet die Gattung *Strophomena* (Fig. 169) selbst sammt den ihr nahe verwandten Gattungen und Untergattungen *Leptaena, Streptorhynchus, Orthothetes, Derbyia, Meekella* u. s. w., bei welchen, soweit es bekannt ist, die Poren schräg von innen gegen den Wirbel gerichtet die Schale durchsetzen. Bei all' diesen mit *Strophomena* verwandten Formen ist die Schlosslinie sehr lang und gerade, mit einer Area in jeder Klappe und einer Spalte, welche durch ein Pseudodeltidium verschlossen ist; bei manchen ist jedoch eine runde oder spaltförmige Oeffnung für den Durchtritt des Muskelstieles in oder unter dem Pseudodeltidium. Die äussere Form ist manchen Schwankungen unterworfen; bei einigen sind beide Klappen kräftig convex (*Streptorhynchus* zum Theil), bei anderen beide flach, sehr viel häufiger aber finden wir, dass die eine Klappe convex, die andere concav, oder beide in demselben Sinne winklig gebrochen sind, und dabei schliessen sich beide Schalen einander in der Krümmung so innig an, dass im Innern nur ein sehr kleiner Wohnraum für das Thier bleibt (Fig. 170). Eine feste Regel, welche Schale concav, welche convex ist, existirt nicht, doch ist bei der entschiedenen Mehrzahl der Arten die grosse Klappe, welche durch ihre grössere Area leicht kenntlich ist, convex, die kleine concav. Im Innern sind kräftige Schlosszähne und

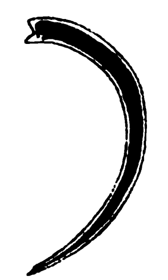


Fig. 170. *Strophomena imbrex* aus englischem Obersilur; Querschnitt durch beide Klappen, nach Davidson.

ein gespaltener Cardinalfortsatz vorhanden; die Muskeleindrücke sind kräftig entwickelt und in einer napfförmigen Vertiefung gelegen, durch deren Mitte eine erhabene Leiste verläuft. Dagegen fehlt die eigenthümliche schüsselförmige Bildung, wie sie bei *Orthisina* durch das Zusammentreten der Zahnplatten in der grossen Schale entsteht.

Wir können uns nicht mit der Charakterisirung der einzelnen hierher gehörigen Gattungen befassen; die Mehrzahl derselben hat die Hauptverbreitung in Silur und Devon, doch sind die meisten auch noch in der Kohlenformation vorhanden, und eine Anzahl derselben, wie *Streptorhynchus, Derbyia* und *Orthothetes,* ist auch in der permischen Formation noch gut vertreten. Besonderer Erwähnung bedürfen die in der Literatur sehr viel verbreiteten Angaben über das Vorkommen der Gattung *Leptaena* in der Juraformation, und zwar im unteren Theile derselben, im Lias. Kleine Formen, äusserlich von kleinen Leptaenen nicht zu unterscheiden, fanden sich in Gesellschaft zahlreicher anderer kleiner Brachiopoden in einer wenig mächtigen Schicht an der Basis des oberen Lias in der Normandie und in England (Somerset); später wurden dieselben Arten in demselben Horizonte auch in Würtemberg und Thüringen gefunden, und auch aus der alpinen Region liegen mehrere Nachrichten über deren Auftreten vor. In neuerer Zeit aber ergaben die Untersuchungen von Munier-Chalmas und Bittner, dass bei einem Theile der sogenannten Lias-Leptaenen die Schale faserige Structur hat, und dass im Innern kalkige Spiralen vorhanden sind.[1]) Diese Formen wurden daher zu den Helicopegmata gestellt, und es ist sehr wahrscheinlich, dass auch die wenigen Arten, bei welchen dieser Nachweis noch nicht geführt worden ist, dieselbe Beschaffenheit zeigen.

An die Strophomenen schliesst sich die zweite grosse Familie der Eleutherobranchier, die Familie der Productiden so nahe an, dass es schwer wird, ganz sicher trennende Merkmale aufzufinden und eine scharfe Grenze zu ziehen. Allein trotz der Verwandtschaft der Grenzglieder sind doch weitaus die meisten Formen so entschieden voneinander abweichend, dass die Aufstellung einer besonderen Familie durchaus gerechtfertigt ist. Die Schalen sind frei oder festgewachsen, die grosse convex, die kleine concav; ein Schlossfortsatz ist stets vorhanden, bei manchen sind auch Schlosszähne vorhanden (*Chonetes, Strophalosia* u. s. w.), während sie anderen fehlen (*Productus* und Verwandte). In der grossen Klappe liegen dicht unter dem Schlossrande die zwei Eindrücke der grossen Schliessmuskeln, seitlich und vor denselben liegen die grossen Eindrücke des Cardinalmuskels. Eigentliche, die ganze Dicke der Schale durchsetzende Poren sind nicht vorhanden, sondern Durchbohrungen, welche auf der Innenseite der Schale ziemlich weit beginnen und sich nach aussen verengen und blind endigen, ohne die Aussenseite zu erreichen.

[1]) Vergl. unten die Literatur über diesen Gegenstand.

Die wesentlichsten Charaktere der Productiden bestehen einerseits in dem Vorhandensein langer röhrenförmiger Stacheln auf der Oberfläche der Schale, und in dem Auftreten einer eigenthümlichen Einrichtung der kleinen Klappe, welche ziemlich unpassend als »nierenförmige Eindrücke« bezeichnet worden sind, und die wir die Brachialleisten oder Armleisten nennen wollen. Vor Allem sind die Stacheln im höchsten Grade auffallend; entweder nur längs der Schlosslinie oder auf der ganzen Schale, vereinzelt oder dicht gedrängt treten dieselben auf; in der Regel allerdings sind sie abgebrochen und nur mehr der Anfang sichtbar, wo sie sich aber erhalten haben, bilden sie mit ihrer oft enormen, den Durchmesser der Schale bisweilen um das Drei- ja Vierfache übertreffenden Länge eine überaus seltsame Eigenthümlichkeit, um so seltsamer, als die Bedeutung dieser Organe noch durchaus räthselhaft ist; sie bestehen aus hohlen Röhren, die ins Innere der Schale münden, stellen also nichts von den Poren punktirter Brachiopodenschalen wesentlich Verschiedenes dar; man kann sie als verhältnissmässig grosse röhrenförmig über die Oberfläche der Schale verlängerte Poren betrachten (Fig. 171). Bei der ausserordentlichen Zartheit dieser Fortsätze kann das Thier kaum frei am Meeresboden gelegen haben, da dieselben durch die Schwere des Körpers hätten abgebrochen werden müssen; man hat die Vermuthung ausgesprochen, dass sich die Productiden vermittelst ihrer Dornen an fremde Körper angeheftet hätten, was dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, dass Oeffnungen für den Durchtritt eines Muskelstieles durchgehends fehlen; am besten könnte man sich etwa denken, dass die Thiere sich durch feine, aus den Röhren austretende Membranen an schwimmende Meerespflanzen, an Tange angeheftet hätten. Aber allerdings sind einzelne mit ihrer grösseren Klappe festgewachsen, während man bei einer Art *(Productus complectens)* beobachtet hat, dass sie sich mit den Stacheln um fremde Körper klammert.

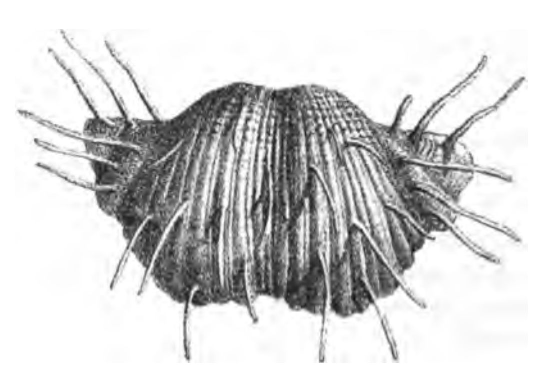


Fig. 171. *Productus costatus* aus schottischem Kohlenkalke, nach Davidson.

Kaum weniger schwierig zu deuten ist der zweite Hauptcharakter, die Armleisten (nierenförmigen Eindrücke). Betrachtet man das Innere einer Productidenschale, so gewahrt man vor Allem die stark entwickelten und eigenthümlich gezackten (dendritischen) Muskeleindrücke; in der grossen Klappe sieht man in sehr seltenen Ausnahmsfällen günstiger Erhaltung Eindrücke der fleischigen Spiralarme; ein Armgerüst ist in der kleinen Klappe nicht vorhanden. Fasst

man nun in dieser letzteren die Muskeleindrücke ins Auge, von denen je zwei zu jeder Seite der Medianlinie liegen, so bemerkt man, dass aus jedem dieser Paare eine scharf erhabene Linie, eine kleine Schalenleiste hervortritt, welche sich zuerst nach aussen, dann gegen den Stirnrand biegt und endlich wieder gegen die Muskeleindrücke oder gegen die Mittelleiste der Schale zurückläuft. Der von diesen Linien umschlungene Raum wird nun in der Regel mit dem Namen der nierenförmigen Eindrücke bezeichnet (Fig. 172). Derselbe ist oft glatter als der Rest des Schaleninnern, bisweilen auch eingedrückt, oft aber ist auch weder das eine, noch das andere der Fall; überhaupt ist es ein Grundfehler in der ganzen Auffassung, dass man den so umschriebenen Raum statt der ihn umgebenden Leiste als die Haupterscheinung betrachtet. Ebenso kann man wohl an der in der Regel üblichen Deutung diese Theile als Gefässeindrücke nicht festhalten; wenn man die Lamelle an einem gut erhaltenen Exemplare betrachtet, so findet man, dass dieselbe nicht, wie die Ränder von Gefässeindrücken, nur eine leichte Aufwulstung des Schaleninnern darstellt, sondern in ihrer Structur von der Schalensubstanz durch faserig-streifiges Gefüge abweicht. Ja bei sehr günstiger Erhaltung löst sich die Lamelle rein von der Schale ab; bei einer dem *Productus costatus* nahe stehenden Form aus belgischem Kohlenkalk ist es mir gelungen, die Dorsalschale mit dem Messer abzuheben, während in dem so erzeugten künstlichen Steinkerne die Begrenzungslamelle des »nierenförmigen Eindruckes« zurückblieb, ja man sah auf dem Steinkerne die Abdrücke der Cirrhen der Mundsegel. Es bekundet das eine totale Verschiedenheit von den gewöhnlichen Gefässeindrücken, wie sie bei so vielen Brachiopoden auftreten, und diese Ansicht wird durchaus bestätigt durch die Bemerkung, dass es bei einzelnen Exemplaren von *Chonetes* gelungen ist, neben den beschriebenen Leisten selbstständige Gefässeindrücke nachzuweisen. Es entsteht nun die Frage, welche Bedeutung dieser Einrichtung zukömmt; sobald man sich von der Idee frei gemacht hat, dass man es mit einem Gefässeindruck zu thun habe, und die merkwürdige Selbstständigkeit der Lamelle berücksichtigt, so bleibt keine andere Deutung übrig, als dass man es mit unvollständigen Anfängen eines Stützapparates für die Arme zu thun habe, wie wir ihn in vollständiger Entwicklung bei den Terebratuliden kennen lernen werden; speciell zeigt die Gattung *Argiope* ähnliche Einrichtung (z. B. *Argiope cistellula*).



Fig. 172. Kleine Klappe von *Chonetes*, von innen, nach Davidson, *x* Brachialleisten (nierenförmige Eindrücke).

Berücksichtigt man noch die Eindrücke von Spiralarmen, die man bisweilen in der Bauchschale beobachtet, so ergibt sich, dass die Arme, vom Munde des Thieres aus eine Schleife bildend, dem Verlaufe der Armleisten folgten und dann sich erst spiralig aufrollten, wie wir das in analoger Weise bei den lebenden Terebrateln und Waldheimien finden. Es ergibt sich auch aus dem Gesagten

von selbst die Begründung des Ausdruckes Brachialleisten, ebenso wie die Unbrauchbarkeit der Bezeichnung »nierenförmige Eindrücke«.

Unter den ziemlich zahlreichen Gattungen, in welche die Productiden getheilt worden sind, heben wir als drei Haupttypen die Gattungen *Chonetes, Productus* und *Strophalosia* hervor.

Die geologisch älteste Sippe, bei welcher sich auch der Charakter der Productiden am wenigsten scharf entwickelt zeigt, ist *Chonetes,* der in seinem ganzen Habitus noch auffallend an eine *Strophomena* oder *Leptaena* erinnert; allein es treten an den Kanten der Area die bezeichnenden Dornen auf, welche in der Weise zu einer Reihe angeordnet sind, dass sie von der Mitte nach aussen an Grösse zunehmen; übrigens sind sie oft sehr wenig entwickelt und bei manchen finden sich deren im Ganzen nur vier. Brachialleisten (»nierenförmige Eindrücke«) sind vorhanden, jedoch sehr schwach und undeutlich, so dass sie nur sehr selten nachgewiesen werden können. Speciell bei den geologisch ältesten, den silurischen Choneten hat man sie noch nicht gefunden. Da nun überdies schon bei manchen Strophomenen Spuren dieser Leisten zu sehen sind, so darf man mit Bestimmtheit annehmen, dass dieses Merkmal, so charakteristisch es bei voller Entwicklung ist, doch hier keine scharfe Scheidung gestattet; auch die Stacheln bilden keinen absoluten Charakter, da sie einzelnen Productiden zu fehlen scheinen, und so bildet *Chonetes* das Zwischenglied zwischen Strophomeniden und Productiden, wenn er auch den letzteren näher steht. *Chonetes* tritt schon im unteren Silur auf, erreicht den Höhepunkt seiner Entwicklung im Kohlenkalke, in permischen Bildungen ist die Gattung schon wieder bedeutend im Rückgange begriffen und geht nicht in jüngere Ablagerungen über.

Die Hauptgattung der Familie ist *Productus,* welche im oberen Devon erscheint, im Kohlenkalke eine kolossale Entwicklung findet und auch im Perm noch die wichtigste Brachiopodengattung darstellt; die Stacheln erreichen hier wenigstens bei manchen Arten ganz enorme Grösse, wie oben geschildert wurde, während sie bei anderen schwach und klein bleiben, bei einzelnen ganz zu fehlen scheinen. Die grosse Schale ist meist stark gewölbt, die kleine ist concav oder flach; eine Area ist entweder gar nicht oder nur spurenweise vorhanden, die Klappen sind seitwärts flügelartig ausgezogen. Die wichtigste und merkwürdigste Eigenthümlichkeit besteht jedoch darin, dass zwar in der kleinen Klappe ein meist mächtig entwickelter Schlossfortsatz steht, dass dagegen in der grossen Klappe keine Schlosszähne vorhanden sind. Man könnte nach diesem Merkmale geneigt sein, *Productus* als ein Bindeglied zwischen schlosslosen und schlosstragenden Brachiopoden zu betrachten; allein der Schlossfortsatz, der wichtigste und für den Mechanismus der Schalenbewegung entscheidende Theil des Schlosses ist vorhanden, und überdies beweist das geologische wie morphologische Verhältniss zu *Chonetes* und *Strophomena,* dass *Productus* in dieser Beziehung einen rückgebildeten Typus darstellt, der die Zähne verloren hat.

Die Gattung ist, abgesehen von ihren übrigen merkwürdigen Eigenthümlichkeiten, schon deswegen bemerkenswerth, weil zu ihr die grössten Brachiopoden gehören, die wir überhaupt kennen. *Productus giganteus,* ein bezeichnendes Fossil des unteren Kohlenkalkes in vielen Gegenden Europas, wird über einen Fuss gross, und wenn auch mit diesen Riesen keine andere Art wetteifern kann, so sind doch einige, die ihr nur wenig nachstehen.

Von anderen Productiden ist etwa noch *Strophalosia* zu nennen, weil bei ihr die Stacheln in ausserordentlicher Menge dicht gedrängt stehen und einen förmlichen Wald auf der Schalenoberfläche bilden, wie das namentlich an der im deutschen Zechstein häufigen *Strophalosia Goldfussi* schön zu sehen ist.

An die Productiden und an *Productus* selbst schliesst sich wohl am besten eine höchst sonderbare Form an, welche aus den obercarbonischen und permischen Ablagerungen von Indien und China beschrieben worden ist und den Namen *Richthofenia* erhalten hat. Das Aussehen dieses Fossils ist ein so eigenthümliches, dass man es auf den ersten Blick unbedingt für eine etwa mit *Omphyma* verwandte Koralle halten möchte, von Anderen wurde sie zu den Muscheln gebracht *(Anomia),* bis endlich die Brachiopodennatur auf Grund sehr eingehender Untersuchungen festgestellt wurde.[1]) Waagen, dem wir namentlich sehr eingehende Studien über diesen schwierigen Gegenstand verdanken, betrachtet *Richthofenia* als den Vertreter einer selbstständigen Abtheilung der Brachiopoden *(Calliopsida)* und stellt diese in unmittelbare Nachbarschaft der Productiden zu den Testicardines, eine Auffassung, der wir uns anschliessen.



Fig. 173. *Richthofenia Lawrenciana* aus dem Productuskalke der Salt Range, nach Waagen. Längsschnitt durch die kleine Klappe.

Aeusserlich hat *Richthofenia* (Fig. 173) die Form einer Einzelkoralle mit wurzelförmigen Ausläufern und mit einem flachen Deckel; allein schon bei flüchtiger Betrachtung zeigt die Schalenoberfläche einen eigenthümlichen Seidenglanz, wie er vielen Brachiopoden und namentlich den Producten zukömmt, und die scheinbaren Wurzelausläufer sind die Spuren abgebrochener hohler Röhren, wie sie bei den Productiden vorkommen. Die unregelmässig korallenartige Gestalt rührt wesentlich von der Wucherung einer sonst bei Brachiopoden fehlenden äussersten Schalenlage her, welche die normal gebaute Schale ganz

[1]) De Koninck, Quart. Journ. Geol. Soc., 1863, pag. 6. — Waagen, Ueber »*Anomia Lawrenciana* de Kon.«. Neues Jahrbuch für Mineralogie u. s. w., 1881, Bd. II, S. 115. — Waagen, Ueber *Richthofenia.* Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1882, S. 674. — Kayser, Obercarbonische Fauna von Lo-ping. Richthofen's China, Bd. IV, S. 194. — Waagen, Salt Range Fossils. A. a. O., S. 729. — An letzterer Stelle, S. 736, finden sich noch einige weitere Literaturnotizen über den Gegenstand.

umhüllt; präparirt man diesen äusseren Ueberzug weg, so findet man unter demselben die Klappen von ziemlich normaler Bildung mit gerader Schlosslinie, die grössere mit einem deutlichen Pseudodeltidium.

Auch im Innern finden sich eigenthümliche Abweichungen; die grosse Klappe zeigt ein sehr rasches Höhenwachsthum, während das Thier sich offenbar nicht in demselben Maasse vergrösserte; in Folge dessen rückte dasselbe in der Schale nach oben und kammerte die verlassenen Theile der Röhre durch unregelmässige Scheidewände ab, welche einerseits an die Tabulation gewisser Tetrakorallier, andererseits an diejenige der Hippuriten erinnert. Die kleine Klappe zeigt einen Schlossfortsatz, und beiderseits lassen sich die Eindrücke der Muskeln, allerdings auch sehr eigenthümlich ausgebildet, mit Sicherheit erkennen. All' diese Erscheinungen bezeichnen *Richthofenia* mit voller Bestimmtheit als Brachiopoden, aber allerdings als eine im höchsten Grade aberrante Form, die sich immerhin am nächsten an *Productus* anschliesst.

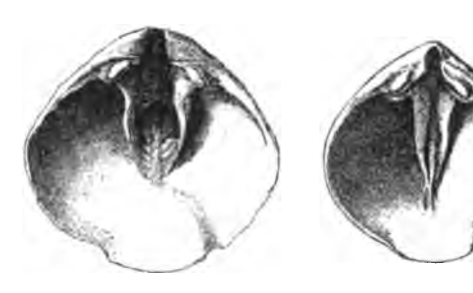


Fig. 174. *Porambonites Baueri* aus baltischem Silur; beide Klappen von der Innenseite, nach Noetling.

Zum Schlusse der Eleutherobranchier betrachten wir die kleine, lange Zeit hindurch wenig berücksichtigte, aber in morphologischer Richtung nicht unwichtige Familie der Porambonitiden, welche die einzige im Silur auftretende Gattung *Porambonites* (Fig. 174) umfasst.[1]) Es gehören hierher stark aufgetriebene Formen mit ziemlich kurzer, gerader Schlosslinie und einer kleinen Area mit einem durch ein Pseudodeltidium geschlossenen Schlitze in jeder Klappe. Die Schlosszähne sind kräftig entwickelt. Im Innern der grossen Klappe sind zwei grosse, kräftige Zahnplatten, welche convergiren und bisweilen, noch ehe sie den Grund der Klappe erreicht haben, sich zu einem Septum vereinigen. In der kleinen Klappe sind zwei kürzere Zahnplatten, die entweder getrennt bleiben oder sich vereinigen. Die Structur der Schale soll faserig sein, die Oberfläche zeigt eine mehr oder weniger fein siebförmige Sculptur (Noetling).

Wenn auch *Porambonites* der einzige Vertreter seiner Familie ist, so bildet die Gattung doch durchaus keinen isolirt dastehenden Typus; namentlich in der sehr charakteristischen Entwicklung der Zahnplatte schliesst sich *Porambonites* sehr innig an die schon früher eingehend besprochene Gattung *Orthi-*

[1]) Noetling, Beitrag zur systematischen Stellung des Genus *Porambonites*. Zeitschrift der Deutschen geolog. Gesellschaft, 1883, S. 355. — Waagen, Salt Range Fossils, pag. 547.

sina an, andererseits ist sie in denselben Merkmalen noch inniger mit der später zu erwähnenden Sippe *Pentamerus* verwandt, so dass Noetling die letztere geradezu bei den Porambonitiden unterbringt. Wir werden auf diesen Gegenstand später zurückkommen; hier muss uns zunächst das Verhältniss zwischen *Porambonites* und *Orthisina* beschäftigen. Noetling betrachtet die letztere Gattung geradezu als Abkömmling der ersteren; dieser Ansicht kann ich mich jedoch nicht anschliessen, da *Orthisina* entschieden dem ursprünglicheren und geologisch älteren Formenkreise der Orthiden angehört und auch den schlosslosen Typen der Trimerelliden näher steht. Es ist daher bei dem Vorhandensein ausgesprochener Beziehung das entgegengesetzte Verhältniss wahrscheinlicher, und *Porambonites* darf als Abkomme von *Orthisina* oder einer nahe stehenden noch unbekannten Form betrachtet werden.

Pegmatobranchier, Campylopegmata.

Wir stellen den Formen ohne Armgerüst, den Eleutherobranchiern, die sämmtlichen Typen mit freiem Armgerüst als eine Abtheilung der Pegmatobranchier gegenüber, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die letzteren eine derivirte, von den Eleutherobranchiern abstammende Gruppe darstellen.

Die allgemeinen Verhältnisse des Armgerüstes, welches stets der kleinen oder Rückenschale angehört, haben wir schon bei Schilderung der allgemeinen Verhältnisse der Brachiopoden kennen gelernt; wir können drei Haupttypen der Gerüstentwicklung unterscheiden, bei deren einem nur zwei Kalklamellen vom Schlossrande aus ins Innere der Schale hineinragen. Bei dem zweiten ist es eine geschlossene kalkige Schleife, bei dem dritten sind verkalkte Spiralen vorhanden. Nach dem Vorgange von Waagen vereinigen wir die Formen mit spiralen Lamellen unter dem Namen der Helicopegmata, während die nach den beiden ersten Typen gebildeten Arten als Campylopegmata zusammengefasst werden. Allein, indem wir diese Eintheilung annehmen, müssen wir sofort hinzufügen, dass sie keine natürliche ist und nur einen Nothbehelf darstellt; eine vollständig richtige Gruppirung können wir noch nicht durchführen, und somit mag einstweilen die bequeme, schematische Anordnung nach dem Vorhandensein oder Fehlen der Spiralen noch beibehalten werden.[1])

Wenn wir es aber auch als zweckmässig anerkennen, vorläufig an dieser systematischen Eintheilung festzuhalten, so darf uns das nicht hindern, die Bedeutung der erwähnten Gerüstmerkmale schärfer ins Auge zu fassen und den Werth der angenommenen Abtheilungen kritisch zu prüfen. Das Gerüst ist ein

---

[1]) Dass auch Waagen, von dem die Namen Helicopegmata und Campylopegmata herrühren, auf demselben Standpunkte steht und diese Gruppen nicht als natürlich ansieht, geht aus seinem Stammbaume der Brachiopoden hervor. Vergl. Salt Range Fossils, pag. 550.

Stützapparat für die cirrhentragenden Mundanhänge oder die Arme der Brachiopoden, welche an jenes in einem grösseren oder kleineren Theile oder in der Gesammtheit ihres Verlaufes angewachsen sind. Betrachten wir die Mundanhänge eines lebenden Brachiopoden, so finden wir, dass an denselben stets das distale Ende in einer Spirale aufgerollt ist, und wir können in einigen Fällen nachweisen, dass bei jetzt lebenden Formen ohne verkalkte Spiralkegel die spiralen weichen Arme genau dieselbe Lage und Gestalt zeigen wie die verkalkten Spiralkegel ausgestorbener Formen, die dann auch in anderen Merkmalen, in äusserer Gestalt, Schnabelbildung, Schalenstructur mit jenen übereinstimmen. Es geht daraus hervor, dass nicht die Form des Gerüstes diejenige der Arme bestimmt, sondern umgekehrt, Gestalt und Lage der Arme das primäre und entscheidende Merkmal ist. Erinnern wir uns ferner daran, dass der distale Theil der Arme bei allen Brachiopoden spiralig aufgerollt ist, so finden wir als wesentlichen Unterschied zwischen *Helicopegmata* und *Campylopegmata,* dass bei den ersteren die Arme ihrem ganzen Verlaufe nach, bei den letzteren nur in ihrem proximalen Theile mit einer kalkigen Stütze versehen waren. Nachdem aber, wie wir gesehen haben, die Bildung der Arme, nicht der Grad der Verkalkung das Primäre ist, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Zusammenfassung in *Helicopegmata* keine natürliche Anordnung darstellt, und dass man unter diesem Namen nur die mit vollkommener Verkalkung der Arme versehenen Glieder genetisch und morphologisch wesentlich voneinander verschiedener Gruppen zusammenfasst.

In der That hat Quenstedt schon seit langer Zeit mit grosser Entschiedenheit darauf hingewiesen, dass die zu den Spiriferiden *(Helicopegmata)* gestellte Gattung *Atrypa*, abgesehen von dem Vorhandensein von Kalkspiralen, ganz mit *Rhynchonella* übereinstimmt und dass es durchaus unrichtig und unnatürlich ist, beide im Systeme voneinander zu trennen,[1]) und Woodward schloss sich ihm in seinem bekannten Manual of Conchology an. Ich selbst habe darauf aufmerksam gemacht, dass ein ähnliches Verhältniss zwischen der spiralentragenden Gattung *Retzia* und der spiralenlosen Gattung *Waldheimia* vorhanden ist,[2]) und Waagen vertritt dieselbe Ansicht.[3]) Es wäre demnach naturgemäss, *Atrypa* im Systeme neben *Rhynchonella, Retzia* neben *Waldheimia* zu stellen, und das Bestreben muss entschieden dahin gerichtet sein, die ganze Abtheilung der *Helicopegmata* in dieser Weise aufzulösen. Heute jedoch sind wir noch nicht im Stande, diesen Schritt zu thun; wir können für die Mehrzahl der spiraltragenden Formen noch nicht mit Sicherheit angeben, wo sie sich anschliessen, und manche derselben stellen auch wahrscheinlich Gruppen dar, für

[1]) Handbuch der Petrefactenkunde, 1852, S. 460. — Mit besonderer Bestimmtheit: Petrefactenkunde Deutschlands, Bd. II, Brachiopoden, S. 208.

[2]) Neues Jahrbuch für Mineralogie u. s. w., 1883, Bd. II, S. 34.

[3]) Salt Range Fossils, pag. 550.

welche genau entsprechende Parallelreihen ohne Spirale nicht existiren. Es wird im Verlaufe der Darstellung noch auf einzelne Beziehungen hingewiesen werden können, im Allgemeinen sind wir aber von einem endgiltigen Ergebnisse noch ziemlich weit entfernt, theilweise wegen der grossen mechanischen Schwierigkeiten, welche die Präparation der Armgerüste bei den Brachiopoden bietet, theilweise aber auch, weil die meisten Paläontologen dieser Frage bisher viel zu wenig Beachtung geschenkt haben. Jedenfalls ist, wie schon erwähnt, eine consequente Durchführung des richtigen Standpunktes nicht möglich, und es ist daher besser, vorläufig die ältere Anordnung beizubehalten.

In neuerer Zeit ist allerdings gegen die hier vertretene Auffassung, speciell gegen die nahe Verwandtschaft oder wenigstens gegen den genetischen Zusammenhang zwischen *Retzia* (respective der Familie der Nucleospiriden) und den Terebratuliden von Davidson ein principielles Bedenken erhoben worden,[1]) das sich auf alle analogen Fälle bezieht und daher hier besprochen werden mag; es wird nämlich hervorgehoben, dass ein Uebergang zwischen Formen mit und ohne Spirale nicht beobachtet worden ist. Allein der Nachweis solcher Zwischenformen kann überhaupt gar nicht erwartet, ja er muss geradezu als ein Ding der Unmöglichkeit bezeichnet werden, auch wenn Mittelglieder vorhanden, gefunden und genau untersucht worden sind. Ein Uebergang kann nur in der Weise vorhanden gewesen sein, dass die distale, spiral aufgerollte Partie schwächere Verkalkung zeigte als bei derjenigen Form, bei welcher unter allen bekannten Fossilien die betreffende Lamelle die schwächste Entwicklung zeigt und am dünnsten ist. Nun wird aber natürlich die Erhaltung der Spirale um so schwieriger und seltener stattfinden, je zarter dieses Organ ist, die entscheidenden Theile werden sich also bei solchen Uebergangsgliedern nie erhalten können.

Wir wenden uns in erster Linie den Formen ohne kalkige Spirale zu, für welche Waagen den Namen der *Campylopegmata* gegeben hat; es ist das diejenige Abtheilung der Brachiopoden, welche in der Jetztzeit die grösste Entwicklung zeigt, ja eine ihrer Familien, die Familie der Terebratuliden, zeigt heute eine Formenmannigfaltigkeit, wie sie in keiner der früheren Perioden grösser war.

Den einfachsten Bau unter den *Campylopegmata* haben die Rhynchonelliden, welche gleichzeitig auch die klarsten Beziehungen zu den gerüstlosen Eleutherobranchiaten zeigen. Die Schale hat faserige Structur, die Schlosslinie ist gerundet, beide Klappen gewölbt, die grössere mit einem spitzen Schnabel, unter welchem in der Regel eine von einem Deltidium umschlossene Oeffnung liegt. Das Innere der Schale zeigt sehr wechselnde Beschaffenheit. Bei allen stehen an der Schlossplatte der kleinen Schale zwei meist gekrümmte »Crura«, zarte Kalklamellen, welche ins Innere der Schale hineinragen und den

[1]) Monograph of the British Fossil Brachiopoda, vol. V, pag. 389.

Armen zur Anheftung dienen. In den übrigen Theilen herrscht grosse Mannigfaltigkeit, die wir durch Hervorhebung der wichtigsten Typen kennen lernen wollen.

Am verwickeltsten eingerichtet ist die im Silur, Devon und in der Kohlenformation verbreitete wichtige Gattung *Pentamerus* (Fig. 175), welche selbst wieder in zahlreiche Untergattungen getheilt wird; im Innern der mit mächtigem, stark umgebogenem Schnabel ausgestatteten grossen Klappe finden sich zwei sehr kräftige, convergirende Zahnplatten, die sich, noch ehe sie den Grund der Schale erreichen, zu einem aus zwei Blättern bestehenden Septum vereinigen; in der kleinen Klappe stehen unter den Zahngruben ebenfalls zwei mächtig entwickelte Platten, die Cruralplatten, welche bald deutlich entwickelte, bald nur wenig ausgesprochene kleine Vorsprünge oder Fortsätze, die Aequivalente der Crura bei den übrigen Rhynchonelliden, tragen. Die Vorderkanten der Cruralplatten schliessen sich vollständig an die Ränder der Zahnplatten in der grossen Klappe an und umschliessen so mit diesen zusammen eine kleine, nur nach vorne offene Kammer. Von den Cruralplatten der kleinen Klappe gehen zwei nach innen divergirende Septa aus oder es ist nur ein aus zwei Blättern bestehendes Septum vorhanden, das sich dann spaltet.

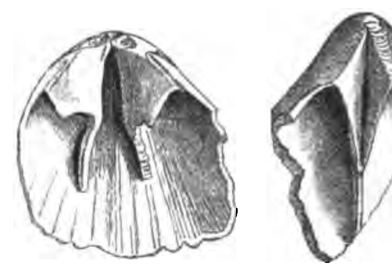


Fig. 175. *Pentamerus conchydium* aus gotländischem Obersilur; Inneres der kleinen und der grossen Klappe, nach Zittel.

Diese Gattung, welche als der Typus einer besonderen Unterfamilie der Pentamerinen betrachtet wird, zeigt unter allen Brachiopoden die Entwicklung innerer Scheidewände am stärksten; die Ausbildung und Gruppirung der einzelnen Theile aber, welche diese unvollkommene Kammerung veranlasst, ist in den wesentlichen Punkten dieselbe, wie wir sie oben bei den Gattungen *Orthisina* und *Porambonites* kennen gelernt haben.[1]) Da überdies die Entwicklung der Crura bei *Pentamerus* noch eine unvollkommene, ja deren Vorhandensein bei manchen Arten kaum angedeutet ist, so erscheint die Ansicht Noetling's, dass die Pentameren ein Bindeglied zwischen Poramboniten und typischen Rhynchonelliden bilden, durchaus gerechtfertigt. Der genannte Forscher hält die Beziehungen zwischen *Pentamerus* und *Porambonites*, wie schon erwähnt, für so innig, dass er beide in eine Familie der Porambonitiden vereinigt, während Waagen sich gegen diese Zusammenziehung und für die seit langer Zeit übliche Belassung der Pentameren bei den Rhynchonelliden ausspricht;[2]) es ist das keine Frage von

[1]) Vergl. Noetling a. a. O.

[2]) Waagen, Salt Range Fossils, pag. 547.

grosser Bedeutung, immerhin aber scheint mir der von Waagen angeführte Grund, dass in Area und Deltidium *Porambonites* sich noch ganz den Orthiden, *Pentamerus* den Rhynchonelliden anschliesst, sehr für die Richtigkeit seiner Auffassung zu sprechen.

Die im Devon, im Kohlenkalke und im Perm viel verbreitete Gattung *Camarophoria,* die von Waagen zum Typus der Camarophorinen gemacht wurde,[1]) weicht in ihrer äusseren Erscheinung zunächst durch die weit schwächeren und weniger eingebogenen Wirbel von dem normalen *Pentamerus* ab, doch sind Formen vorhanden, welche in dieser Hinsicht beide Gattungen miteinander verbinden. Im Innern sind Zahnplatten und Septa noch sehr entwickelt, aber doch bei Weitem nicht in dem Maasse wie bei *Pentamerus;* in der grossen Klappe sind grosse, convergirende Zahnplatten vorhanden, die sich zu einer niederen Mittelleiste vereinigen. Die kleine Klappe hat ein hohes Medianseptum, von dem ein löffelförmiger Fortsatz nach dem Schlossrande abgeht; die Crura sind sehr entwickelt.



Fig. 176. Crura einer jurassischen *Rhynchonella,* nach Quenstedt.

Noch schwächer ist die Entwicklung innerer Leisten bei der Familie der Rhynchonellinen, in welcher nur die triadische Gattung *Dimerella* durch ein ausserordentlich entwickeltes Medianseptum in der kleinen Klappe ausgezeichnet ist; bei der typischen Gattung *Rhynchonella* (Fig. 176), welche äusserlich ganz mit *Camarophoria* übereinstimmt, mit ihren meist kräftig gefalteten Schalen, sind in der grossen Klappe mässig grosse Zahnplatten entwickelt, in der kleinen Klappe sind zwei kurze, aufwärts gekrümmte Crura und meistens auch ein kurzes Medianseptum vorhanden. Der Schnabel der grossen Klappe ist spitz, auf seiner Unterseite mit einem ganz oder theilweise von einem Deltidium umgebenen Loche. Man hat auf wenig wesentliche Unterschiede in der Form des Deltidiums, des Septums u. s. w. hin diese Sippe in mehrere Untergattungen zu spalten gesucht, die jedoch von geringem Werthe sind.



Fig. 177. *Rhynchonella lacunosa* aus dem oberen Jura, nach Quenstedt.

Rhynchonella (Fig. 177) ist die einzige Gattung der ganzen Familie, welche grössere geologische Verbreitung besitzt; sie tritt schon tief im Untersilur, nahe der Grenze der cambrischen Formation auf, sie findet sich von da an in allen Ablagerungen und ist auch in den heutigen Meeren noch durch sechs Arten vertreten; in allen vortertiären Bildungen

[1]) Ebenda, pag. 409.

finden sich die Vertreter in grosser Häufigkeit, und in Jura und Kreide treten sie in ausserordentlicher Menge und Mannigfaltigkeit auf und sind durch die ausserordentliche Unbeständigkeit und Variabilität ihrer Merkmale ausgezeichnet, eine Erscheinung, die um so auffallender ist, als nur sehr wenig bleibende Veränderung der Schalen vom Silur bis heute bei dieser Gattung bemerkbar wird. Es ist einer der alterthümlichsten und conservativsten Typen unserer ganzen Meeresfauna und steht in dieser Hinsicht hinter *Lingula* und *Discina* nur wenig zurück. Der vielfach ausgesprochenen Ansicht gegenüber, dass die geologisch alten Formen in der Jetztzeit nur die heissesten Gegenden bewohnen, ist es von Interesse, dass die einzige Art der Gattung *Rhynchonella,* welche heute noch häufig auftritt, *Rhynchonella psittacea,* eine entschieden nordische Form ist; eine weitere Art ist ebenfalls in einem durchaus nicht warmen Meere südlich von Kerguelenland gefunden worden, eine dritte bewohnt den britischen Canal; eine Art kömmt bei Neuseeland, zwei in den japanischen Gewässern vor und nur eine wurde in der tropischen Region bei den Fidschi-Inseln in einem einzigen Exemplar gefunden. Ueberaus selten kommt noch eine zweite lebende Rhynchonellidengattung vor, *Atretia,* ein ebenfalls sehr alterthümlicher Typus, der an *Dimerella* und *Camarophoria* erinnert; auch von dieser Gattung ist die eine Art entschieden nordisch, während die andere bei Neu-Süd-Wales etwa unter 32° südl. Br., also ausserhalb der tropischen Region gefunden wurde.

An *Rhynchonella* schliessen sich noch einige fossile Typen an, so *Terebratuloidea* aus permischen Schichten Indiens, bei welcher abweichend von allen anderen Rhynchonelliden die Spitze des Schnabels durch ein Loch abgestutzt scheint, die jurassische *Rhynchonellina* mit fast geradem Schlossrande und überaus langen Crura, welche fast bis an den Stirnrand reichen, u. s. w.

Eine zweite, sehr wichtige Abtheilung der Campylopegmata bildet die Familie der Terebratuliden, welche durch ein Armgerüst in Form einer Schleife und punktirte Schale charakterisirt sind. Besonders bei den Terebratuliden und bei den noch zu besprechenden Helicopegmata sind die Merkmale des Schaleninnern von grösster Wichtigkeit, aber auch grossentheils sehr verwickelt und schwer zu untersuchen. Bei Exemplaren lebender Arten ist allerdings die Sache ziemlich einfach; man nimmt die beiden Klappen auseinander, wobei man jedoch vorsichtig operiren muss, da die hakig gebogenen Schlosszähne sehr fest in die Zahngruben der kleinen Klappe eingreifen und bei etwas gewaltsamem Verfahren dieselben abbrechen und überdies auch das ausserordentlich zarte Gerüst selbst leicht beschädigt werden kann. Besser noch ist es, mit einer kleinen, scharfen Zange vom Stirnrande ausgehend Stück für Stück der grossen Klappe abzubrechen und nur die Wirbelregion in Verbindung mit der kleinen Klappe zu lassen. Bei den meisten Exemplaren, wie sie sich in den Sammlungen finden, sind noch die vertrockneten Reste des Thieres vorhanden, unter

denen die mit Cirren versehenen Arme und die grossen Schalenmuskeln wohl zu erkennen sind. Bei einiger Behutsamkeit ist es leicht, die letzteren von der grossen Klappe ganz loszulösen, so dass man namentlich den Ansatz des Cardinalmuskels an den Schlossfortsatz sehr gut sehen kann. Will man das Gerüst blosslegen, so muss man natürlich die Reste der Weichtheile entfernen; man kann dies mit Pincette und Scheere thun, doch ist das immerhin eine etwas gefährliche Operation, bei welcher, namentlich bei Formen mit langer Schleife, manche Exemplare beschädigt werden; ich habe es praktisch gefunden, die Reste der Weichtheile vorsichtig zu verbrennen; auch Behandlung mit Kalilauge liefert gute Ergebnisse.

Weit schwieriger ist die Darstellung, wenigstens in der Regel, bei den fossilen Formen; bisweilen allerdings gestaltet sich auch hier die Sache sehr günstig. In gewissen, leider sehr vereinzelten Tertiär- und Kreidebildungen sind die Schalen hohl und in ihrem Innern das Gerüste erhalten, so dass es bei ihnen nicht mehr Schwierigkeiten macht, dieses kennen zu lernen, als bei lebenden Formen; ein anderer sehr günstiger Fall ist es, wenn die Schalen verkieselt, d. h. in Kieselsäure umgewandelt sind, während das Gestein kalkiger Natur ist. Man setzt dann die Exemplare in Wasser und träufelt sehr langsam Salzsäure zu, so dass der Kalk ganz allmälig aufgelöst wird und die Kieselschale zurückbleibt; aber schon bei diesem Verfahren muss man in der Regel über zahlreiche Exemplare verfügen können, um zu einem Resultate zu kommen. Viele Stücke sind zu stark verkieselt, so dass auch das Innere der Schale mit Kiesel erfüllt oder wenigstens die feineren Theile durch unförmliche Anhäufungen dieser Substanz verdeckt werden, oder die Verkieselung ist zu schwach, so dass das Gerüste zerfällt; es werden immer nur einzelne wenige unter vielen Versuchen glücken. Bisweilen auch spielt ein glücklicher Zufall dem Paläontologen ein von der Natur selbst angefertigtes Präparat in die Hand, in der grossen Mehrzahl der Fälle aber erfordert die genaue Untersuchung des Armgerüstes sehr viel Zeit und Geduld und zahlreiche Exemplare.

Die am meisten verwendete Methode, welche die wenigste Handfertigkeit erfordert, besteht in der Anfertigung von Schliffen; man fängt an ein Exemplar auf einer matten, mit feinem Schmirgel bestreuten und benetzten Glasplatte zu schleifen, und zwar in der Weise, dass man an den Wirbeln in einer zur Längsaxe der Schalen senkrechten Richtung immer weiter vordringt. Die Operation wird häufig unterbrochen, das Stück abgewaschen, die Schliffläche auf glattem Briefpapier polirt und dann das, was auf derselben zu sehen ist, abgezeichnet. Durch die Combination aller Zeichnungen, wie sie nacheinander auftreten, gelingt es dann, sich ein vollständiges Bild von dem Gerüste zu machen. Jedenfalls empfiehlt es sich aber, diese Operation an mehr als einem Exemplare vorzunehmen und zur Controle bei einem Stücke einen Schliff in ganz anderer Richtung zu führen. Diese Art des Vorgehens hat den

Vorzug, dass sie keine sehr grosse Handfertigkeit erfordert, und dass man verhältnissmässig wenig Exemplare opfern muss; dagegen bedarf es schon einiger Uebung, Vorstellungsgabe und genauer Bekanntschaft mit den Brachiopodengerüsten, um sich aus den Schliffen, namentlich in verwickelten Fällen, ein richtiges Bild zu machen, und es bedarf grosser Vorsicht und sehr genauer Arbeit, wenn man nicht Irrthümer begehen will.

Ein anderes Verfahren ist, einfach mit einem aus sehr gutem, nicht zu sprödem Stahle gefertigten, etwas stumpfen Federmesser von der kleinen Klappe zuerst die Schale abzusprengen oder abzukratzen (man kann sie auch mit Säure wegätzen, was aber sehr grosse Vorsicht erheischt) und dann sehr behutsam Stäubchen für Stäubchen die das Innere ausfüllende Gesteinsmasse wegzuschaben, bis man auf diese Weise das Gerüste blosslegt. In neuerer Zeit hat namentlich ein englischer Forscher, Glass, auf diesem Wege ganz überraschende Resultate erzielt; es gelang ihm, das Gerüst von einer Menge von Arten darzustellen, ja es bei kaum linsengrossen Exemplaren bis in die feinsten Einzelheiten zu verfolgen. Allerdings gehört dazu nicht nur ausnahmsweise grosses und gutes Material, sondern auch ein Grad von Geschicklichkeit und Geduld, wie er nur wenigen Sterblichen bescheert ist.

Ein dritter Weg, der ebenfalls treffliche Ergebnisse liefert, aber nur da möglich ist, wo man sehr viele Exemplare opfern kann, besteht im Zerklopfen. Zu diesem Zwecke thut man am besten, die Exemplare etwas zu erhitzen und dann in kaltes Wasser zu werfen und dies mehrmals zu wiederholen; dann zerschlägt man die Stücke mit dem Hammer, wobei sie oft längs dem Gerüste zerspringen. Allerdings muss der geübteste Arbeiter dabei sehr viele Exemplare opfern, und der Anfänger wird die ersten Dutzende alle verderben, bis er sich eingeschult hat; allein wenn man über eine Menge von Stücken verfügen kann, so ist das kein Unglück, und endlich kömmt man doch zum Ziel.

Unerlässlich ist es auch, sich das Urtheil anzueignen, bei welchem Erhaltungszustande man überhaupt darauf rechnen kann, dass das Gerüste noch vorhanden und dass es darstellbar sei. Die ganz in weissen Kalkspath verwandelten Exemplare, bei welchen auch die Schale umgewandelt erscheint, wie das z. B. in vielen Ablagerungen der Alpen der Fall ist, geben fast nie oder doch nur sehr selten ein gutes Resultat. Wo dagegen die Schale erhalten und wenig umgewandelt, innerlich aber mit Kalkspath ausgefüllt ist, führt die Anwendung des Messers oft ausgezeichnet zum Ziele; dichter Kalkstein macht sehr viel Mühe, lohnt sie aber auch meistens. Allgemeine Regeln sind hier nicht zu geben, es muss eben jeder seine Erfahrungen machen und Lehrgeld zahlen.

Wir kehren zu den Terebratuliden mit ihrem schleifenförmigen Gerüste und punktirter Schale zurück; bei der grossen Mehrzahl der Formen ist die Schale glatt, nur einige sind mit kräftigen Rippen versehen; der Schnabel ist meist durch ein Loch abgestutzt. In der Anordnung der Weichtheile ist hervor-

zuheben, dass der spirale Theil der fleischigen Arme nicht stark entwickelt ist, bisweilen auch ganz fehlt.

Die geologisch ältesten Formen der Terebratuliden haben alle eine lange, kräftig entwickelte Schleife; so verhält es sich bei den schon im Silur auftretenden Gattungen *Waldheimia, Rensellaeria, Centronella,* im Devon gesellt sich dazu *Meganteris,* sowie *Dielasma* als eine Uebergangsform, die zu den Typen mit kurzer Schleife hinüberführt; diese letzteren aber kommen in charakteristischer Ausbildung erst in der Trias vor. Diese Erscheinung macht es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Entwicklung einer langen Schleife die ursprüngliche Bildung darstellt, und dass das kurze Gerüst eine secundäre Reductionsform darstellt.

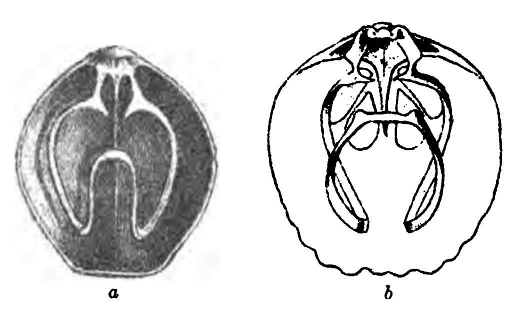


Fig. 178. *a Waldheimia Mawi* aus englischem Obersilur; Gerüst- nach Davidson. *b* Gerüst der lebenden *Waldheimia flavescens,* nach Davidson.

Waldheimia (Fig. 178), die wichtigste unter den Formen mit langer Schleife, gehört zu jenen Sippen, welche mit ausserordentlich geringer Veränderung vom Silur bis auf den heutigen Tag angedauert haben;[1]) *W. Mawi* aus dem englischen Silur oder *W. melonica*[2]) aus dem böhmischen Devon zeigen keinerlei auffallende Eigenthümlichkeit, welche sie von geologisch jungen unterschiede. In ihrer äusseren Erscheinung zeigt *Waldheimia* den normalen Charakter der Terebratuliden, im Innern der kleinen Klappe ist ein meist wohlentwickeltes Medianseptum vorhanden; vom Schlossrande gehen die absteigenden Aeste der Schleife aus und reichen mindestens bis zu zwei Drittel der Schalenlänge, bisweilen erstrecken sie sich bis fast zum Stirnrande; aussen biegen dieselben dann plötzlich um, die rücklaufenden Aeste kehren wieder bis über die Mitte der Schale gegen das Schloss zurück und werden hier durch ein quer verlaufendes »Stirnstück« miteinander verbunden.

In der paläozoischen Periode ist die Gattung *Waldheimia* allerdings nur wenig vertreten,[3]) und hier schliesst sich ihr von nahe verwandten Gattungen nur *Meganteris* im Devon an; etwas reichlicher wird die Entfaltung in der Trias, um dann in Jura und Kreide das Maximum zu erreichen, von dem übri-

---

[1]) Davidson, Monograph of the British Fossil Brachiopoda, vol. V, Taf. IV, Fig. 1—4.

[2]) Nachdem Hall die Schleife der sogenannten *Retzia melonica* präparirt hat, kann über deren Zugehörigkeit zu *Waldheimia* kein Zweifel herrschen. Vergl. Barrande, Syst. Silur., vol. V, Taf. CXLI.

[3]) Allerdings ist es wahrscheinlich, dass noch manche jetzt als *Retzia* behandelte Form bei genauerer Untersuchung sich als *Waldheimia* erweisen kann.

gens die Sippe bis auf den heutigen Tag nicht viel herabgesunken ist. Seit dem Beginne der Blüthezeit der Waldheiminen entwickelt dieser Stamm eine gewisse Variabilität des Gerüstes, welche zur Aufstellung einer übergrossen Zahl von Gattungen geführt hat; manche derselben, wie *Macandrewia, Zeilleria, Aulacothyris* und andere, unterscheiden sich von *Waldheimia* nur in so untergeordneten Einzelheiten, dass sie keinen Anspruch auf Selbstständigkeit erheben und nur als Sectionen der letzteren Gattung betrachtet werden können. Wichtiger ist eine Anzahl anderer Gruppen, welche sich von *Waldheimia* dadurch unterscheiden, dass die Schleife ausser am Schlossrande noch eine oder zwei weitere Anheftungsstellen am Grunde der kleinen Klappe an deren Septum findet, ein Vorgang, mit welchem bei den vorgeschrittenen Formen eine Verkürzung und Reduction des Gerüstes Hand in Hand geht. Zunächst tritt im mittleren Lias *Terebratella* auf, die noch sehr lange Schleife hat und nur dadurch von *Waldheimia* ausgezeichnet ist, dass von jedem der absteigenden Aeste sich ein Fortsatz zum Septum abzweigt; bei *Megerlea* sind nicht nur die absteigenden Aeste mit dem Septum verbunden, sondern die rücklaufenden Aeste sind auch mit den absteigenden im grössten Theile ihres Verlaufes verwachsen. Bei *Magas* ist das Septum der kleinen Klappe sehr hoch und reicht fast bis an den Grund der grossen Klappe; das Gerüst ist schräg nach aufwärts gerichtet und ganz oben mit dem Septum verwachsen. Bei diesen Formen ist die Schleife schon erheblich verkleinert; als Beispiel einer Gattung mit starker Rückbildung mag *Platidia* angeführt werden, bei welcher der ganze Brachialapparat aus zwei einfachen, gebogenen, am Schlosse und an einem gabelförmigen Fortsatze in der Mitte der kleinen Schale befestigten Kalkbändern besteht.

Es sind das nur einige Beispiele aus der Menge; *Kingena, Laqueus, Magasella, Frenula, Bouchardia, Kraussina* sind andere hierhergehörige Formen, die nicht alle durch wichtige Merkmale voneinander getrennt sind. Besonders in der Jetztzeit sind ziemlich viele solcher kleiner Gattungen vorhanden, und namentlich auf ihr Vorkommen hin wird die Ansicht vertreten, dass die Terebratuliden auch in der Jetztwelt in Zunahme begriffen seien. Diese Annahme scheint mir nicht genügend begründet, und die grosse Zahl der Terebratulidengattungen in der Gegenwart dürfte ganz wesentlich Folge der genauen Durchforschung unserer Meere und der Leichtigkeit sein, mit welcher die Gerüste recenter Brachiopoden untersucht werden können.

Die Gruppe der mit *Terebratella* verwandten Formen, bei welchen die Schleife am Septum der kleinen Klappe angeheftet ist, erhält besonderes Interesse durch die Aehnlichkeit der ausgewachsenen Exemplare mit den Jugendzuständen von *Waldheimia*. Während die Untersuchung der frühen embryonalen Zustände und der Larvenformen der Brachiopoden zu keinem für die Beurtheilung der fossilen Vorkommnisse werthvollen Ergebnisse geführt hat, ergaben sich sehr merkwürdige Beziehungen aus der Untersuchung der allmä-

ligen Entwicklung der Kalkschale und des Gerüstes, welche einem weit späteren Lebensstadium angehört. Wir kennen jetzt diese letztere durch die Untersuchungen von Morse, Friele, Dall, Davidson, Deslongchamps, Kowalewsky und Anderen bei einer Reihe von Formen und ganz besonders bei *Waldheimia* (Fig. 179);[1]) es zeigt sich dabei, dass die Schleife in der Jugend eine zweite Anheftung am Septum der kleinen Klappe hat, und dass dieselbe in ihrer Entwicklung Stadien durchläuft, welche an die Charaktere der Gattungen *Platidia, Magas* und *Megerlea* erinnern.

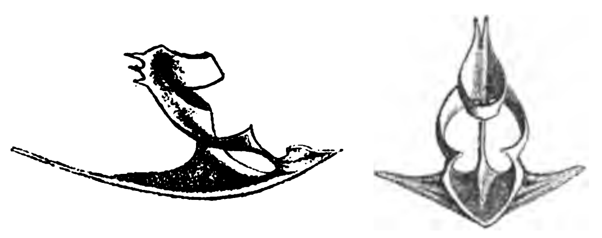


Fig. 179. Jugendentwicklung des Gerüstes von *Waldheimia septifera*, nach Davidson.

An diese Erscheinung knüpfen sich eigenthümliche Schwierigkeiten; nach den bekannten Grundsätzen über die Beziehungen zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung sollte man annehmen, dass diese verschiedenen Stadien wirklich alten Stammformen entsprechen, und dass *Platidia, Magas* und *Megerlea* oder ihnen nahestehende Formen der Reihe nach die Stammeltern von *Waldheimia* seien. Wenn wir aber eine solche Auffassung mit dem thatsächlichen geologischen Vorkommen vergleichen, so ergeben sich die entschiedensten Widersprüche. Während *Waldheimia* bis ins Silur zurückgeht, findet sich in der ganzen paläozoischen und triadischen Zeit kein einziger Terebratulide, dessen Schleife am Septum der kleinen Klappe angeheftet wäre. Man könnte nun allerdings, womit man stets so rasch bei der Hand ist, dieses Verhältniss auf die Unvollständigkeit der geologischen Ueberlieferung schieben und annehmen, dass paläozoische Formen mit doppelter Schleifenanheftung bis ins untere Silur vorhanden waren, aber sich nicht erhalten haben. Allein das Auftreten der einzelnen Gattungen ist ein so regelmässiges und mit den morphologischen Verhältnissen in anderer Richtung so gut übereinstimmendes, dass von einem solchen Auswege keine Rede sein kann. *Waldheimia* ist, wie schon erwähnt, die älteste Gattung; nach sehr langer Zeit folgt dann im Lias *Terebratella,* deren Gerüst, abgesehen von der Anheftung am Septum, noch ganz wie bei *Waldheimia* ist; die etwas abweichendere *Megerlea* folgt im oberen Jura, *Magas* ist jünger, am jüngsten ist *Platidia,* die Aufeinanderfolge ist also in Wirklichkeit derjenigen genau entgegengesetzt, welche man aus der

[1]) Vergl. namentlich: Davidson, A Monograph of recent Brachiopoda. Transactions Linn. Soc. Zool., 1886, vol. IV, part 1; 1887, vol. IV, part 2. — E. E. Deslongchamps, Notes sur les modifications à apporter à la classification des Terebratulides. Bull. Soc. Linn. Norm., 1883/84, sér. 3, vol. VIII, pag. 161.

ontogenetischen Entwicklung zu folgern geneigt sein könnte. Es bleibt kein anderer Schluss, als dass die individuelle Entwicklung sehr stark gefälscht ist; die Anheftung der Schleife an das Septum ist bei *Waldheimia* eine im Alter nicht vorkommende Jugendanpassung, und *Terebratella, Megerlea, Magas, Platidia* müssen als Hemmungsbildungen betrachtet werden, als Abkommen von *Waldheimia,* welche in der Entwicklung zurückgeblieben sind, und bei welchen Embryonalcharaktere der Stammform im Alter persistiren. Dieses Ergebniss macht es auch sehr zweifelhaft, ob das Gerüst der paläozoischen *Centronella* trotz gewisser Aehnlichkeiten mit der Schleife einer jungen *Waldheimia* als ein phylogenetisch älteres Geschlecht betrachtet werden darf. Jedenfalls zeigen uns Fälle wie der hier besprochene, wie ausserordentlich vorsichtig man bei der Verwerthung ontogenetischer Ergebnisse sein muss, andererseits aber sind auch diese Beobachtungen durchaus nicht ermuthigend für eine Trennung sehr zahlreicher Gattungen unter den Waldheiminen nach den Einzelheiten des Gerüstbaues.

Im Anschlusse an die Formen mit langer Schleife mag hier noch eine Gattung von sehr abweichendem Baue genannt werden, welche bald als Repräsentant einer selbstständigen Familie, bald einer Unterfamilie der Terebratuliden betrachtet wird. Es ist das die bekannte mitteldevonische Gattung *Stringocephalus,* welche zu den verbreiteten Leitfossilien am Rhein und in England gehört und in neuerer Zeit auch im böhmischen Devon von Barrande aufgefunden worden ist. Unter allen Terebratuliden findet hier das Gerüst seine stärkste Entfaltung; die Form des sehr grossen Gehäuses ist annähernd kreisförmig, mit vorspringendem dreieckigen Schnabel und scharfer Area, in welcher in der Jugend eine grosse dreieckige Oeffnung liegt; im Alter wird dieselbe bis auf ein kleines ovales Loch geschlossen. Im Innern ist in erster Linie der riesige Schlossfortsatz auffallend, welcher fast bis zur grossen Klappe reicht und oben gespalten ist, um ein in dieser Klappe gelegenes grosses, fast bis zur Stirn reichendes Septum zu umfassen. Der Brachialapparat ist sehr eigenthümlich geformt, er besteht aus einer sehr complicirten Schleife, deren beide Aeste vom Schlosse zunächst nach vorne gehen, dann rückläufig werden, um sich später wieder nach vorne zu biegen und parallel dem Schalenrande angeordnet sich nahe der Stirne zu vereinigen (Fig. 180). Dieser letzte Theil des Gerüstes ist mit sehr eigenthümlichen, nach innen und oben gerichteten Zackenfortsätzen versehen.

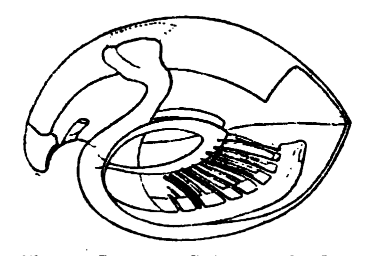


Fig. 180. Gerüst von *Stringocephalus Burtini* aus dem mittleren Devon, nach Suess.

Wir wenden uns zu den Brachiopoden mit kurzer freier Schleife, welche als eine Unterfamilie der Terebratulinen innerhalb der Terebratuliden zusammengefasst werden. Wie schon erwähnt, sind diese Formen weit jünger als diejenigen mit langer Schleife, sie treten voll entwickelt unseres Wissens erst

in der Triasformation auf, um dann in Jura und Kreide eine ganz ausserordentliche Artenzahl zu erreichen, und sind auch in Tertiär und Jetztzeit noch ziemlich reichlich vertreten.

Wenn die echten Terebrateln mit kurzer Schleife erst in mesozoischer Zeit vorkommen, so fehlt es dafür in älteren Ablagerungen nicht an Mittelgliedern, welche sie mit den Waldheimien verbinden. Schon im englischen Devon finden sich Arten *(Waldheimia juvenis* und *Whidbornei)*, welche die Charaktere der Gattung, zu der sie gestellt worden sind, nicht mehr ganz rein an sich tragen, sondern eine nicht unerhebliche Verkürzung der Schleife erkennen lassen, welche nur etwa bis zur Hälfte der Schalenlänge reicht. Einen Schritt weiter führt uns die im Devon, Kohlenkalk und Perm verbreitete Gattung *Dielasma (D. sacculus, D. elongatum, D. hastatum)*; das Gerüst ist immer noch verhältnissmässig gross, und unter dem Wirbel der durchbohrten Klappe stehen stark entwickelte Zahnplatten; bei *Coenothyris*, zu welcher vor Allem das allgemein bekannte Leitfossil des Muschelkalkes, *Terebratula vulgaris*, gehört, ist die Schleife grösser als bei den normalen Terebrateln, in der kleinen Klappe ist ein wohlentwickeltes Medianseptum vorhanden. Die Zahnplatten sind, namentlich in ausgewachsenem Zustande, kleiner als bei *Dielasma*.

Diese Zwischenglieder führen uns zu den echten Vertretern der Gattung *Terebratula*, welche sich von *Waldheimia* nur durch das Fehlen des Septums und die Kürze der Schleife unterscheidet; charakteristisch ist namentlich, dass von einer rückläufigen Richtung der Lamellen nichts oder kaum schwache Andeutungen vorhanden sind.

Die Fassung, welche man der Gattung *Terebratula* gibt, ist eine sehr wechselnde; von manchen werden alle Formen mit kurzer Schleife (Fig. 181) mit Einschluss von *Coenothyris* und *Dielasma* unter dieser Bezeichnung vereinigt, während von anderen eine ganze Menge von verschiedenen Gattungen unterschieden wird. Wir können auf diese Frage hier nicht weiter eingehen, wenn auch der Ansicht, dass die Zahl der Gattungen allzusehr vermehrt worden ist, die Berechtigung nicht abgesprochen werden kann. Als eines der bestabgegrenzten Gebiete kann dasjenige der Gattung *Terebratulina* gelten, welche vom Jura bis zur jetzigen Zeit verbreitet ist; hier vereinigen sich die beiden Cruralfortsätze der sehr kurzen Schleife zu einer die aufsteigenden Aeste verbindenden Querbrücke, so dass der vordere Theil des Gerüstes einen geschlossenen Ring bildet. Der Schnabel ist abgestutzt mit grosser Oeffnung, die Schale mit charakteristischer Streifung bedeckt.

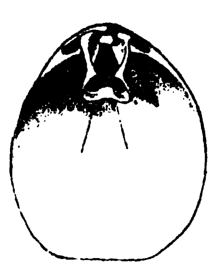


Fig. 181. Gerüst der lebenden *Terebratula vitrea*, nach Davidson.

[1]) Davidson, Monograph of the British Fossil Brachiopoda, vol. V, Taf. I, Fig. 2, 4.

Auch im Bereiche der Terebratuliden mit kurzer Schleife sind mehrfach Untersuchungen über die individuelle Entwicklung in Beziehung auf die Schalenbildung angestellt worden. Das Verhalten ist nicht immer dasselbe; der häufigste Fall ist der, dass zuerst die beiden aufsteigenden Aeste bis zu den Crura gebildet werden, und wir haben nun eine Entwicklung, welche an diejenige von *Rhynchonella* erinnert; dann tritt die Schleife auf, die Schale ist also jetzt auf dem *Terebratula*-Stadium angelangt; die meisten Arten bleiben dabei stehen, nur bei *Terebratulina* bildet sich zum Schlusse noch die Brücke. In diesem letzteren Vorgange kann man einen Anklang an die Entstehung von *Terebratulina* aus *Terebratula* erkennen, bis zum *Terebratula*-Stadium aber entspricht die individuelle Entwicklung ganz gewiss in keiner Weise der Stammesgeschichte; die erstere ist hier offenbar vollständig gekürzt und gefälscht, und zwar ist das letztere in noch höherem Maasse als bei *Waldheimia* der Fall.

In neuerer Zeit hat Deslongchamps versucht, eine Eintheilung der Terebratuliden auf Grund der individuellen Entwicklung der Schleife zu geben, während er der Form des fertigen Gerüstes und des gesammten Gehäuses nur sehr wenig Werth beimisst.[1]) Er unterscheidet hauptsächlich solche Formen, welche im Verlaufe ihrer individuellen Entwicklung starke Abänderungen im Gerüstbaue zeigen, und solche, bei welchen das nicht der Fall ist.[2]) Ueber den Werth oder Unwerth einer solchen Methode lässt sich natürlich nicht a priori entscheiden, derselbe hängt wesentlich davon ab, ob die individuelle Entwicklung in dem gegebenen Falle der Stammesgeschichte genau entspricht oder nicht, denn nur darauf beruht ja der Werth der embryologischen Charaktere. Gerade in unserem Falle findet eine solche Uebereinstimmung nach dem früher Gesagten nicht statt, und eine Eintheilung wie die in Rede stehende scheidet nur die Formen mit stark gekürzter Entwicklung von denjenigen, bei welchen nur eine schwächere Kürzung platzgegriffen hat. Dass ein solcher Grundsatz kein richtiger ist, bedarf wohl keiner weiteren Auseinandersetzung. Wir kennen die allmälige Entwicklung des Gerüstes bei zu wenigen Brachiopoden, um das vollständig überblicken zu können; es genügt aber, sich die bekanntesten Thatsachen aus der Entwicklung der Crustaceen zu vergegenwärtigen und sich vorzustellen, welch' grenzenloses Chaos entstehen würde, wenn man bei diesen nach solchen Principien vorgehen wollte; in der That ist das Ergebniss auch bei den Brachiopoden nicht viel besser, wenn wir bei Deslongchamps auf der

[1]) Bull. Soc. Linn. Norm. Caen., 1883/84, sér. 3, vol. VIII, pag. 161.

[2]) Ausserdem legt Deslongchamps grossen Werth auf das Vorhandensein oder Fehlen kleiner kalkiger Spicula im Mantel des Thieres. Wir gehen auf diese, namentlich vom paläontologischen Standpunkte aus unpraktische Auffassung nicht weiter ein, da Davidson die Unhaltbarkeit derselben schon hervorgehoben hat. Davidson, Monograph of recent Brachiopoda (vergl. oben), vol. V, pag. 4.

einen Seite *Waldheimia* und die eine Hälfte von *Terebratula,* auf der andern *Megerlea, Terebratulina* und die andere Hälfte von *Terebratula* mit verschiedenen anderen Elementen zu einer Gruppe vereinigt sehen.

Wir haben uns bis jetzt mit der äusseren Gestalt der Terebratuliden nur wenig beschäftigt, wir müssen aber hier auf diesen Gegenstand zurückkommen, da derselbe eine Anzahl wichtiger Erscheinungen bietet. Im Allgemeinen ist das Aeussere der Terebrateln ziemlich einfach und einförmig; Rippen und andere kräftige Ornamente kommen nur bei wenigen vor, es sind meist glatte Formen, höchstens mit einzelnen breiten Einbuchtungen in der Stirnregion (Fig. 182). Obwohl der Charakter als ein etwas indifferenter bezeichnet werden kann, lassen sich doch einige recht gut gekennzeichnete Typen hervorheben, welche auf den ersten Blick sehr leicht erkennbar sind.[1]) So haben wir die *Nucleatae* mit einer starken Ausbuchtung der grossen Klappe in der Stirnregion, die in extremer Ausbildung zu den seltsam verzerrten Diphyen führen, ferner die *Cornutae* mit einem flachen Sinus in jeder der beiden Schalen, die *Cinctae* ohne jede Falte oder Bucht, die *Biplicatae* mit zwei sehr ausgesprochenen Falten in der Stirngegend u. s. w. Diese Sculpturtypen stellen aber wenigstens zum Theile keine systematischen Einheiten dar, sondern sie kehren oft in ausserordentlichster Uebereinstimmung in ganz verschiedenen Abtheilungen, unter den Waldheiminen und unter den Terebratulinen wieder; die Biplicaten allerdings sind ganz auf die Gruppe mit kurzer Schleife, auf *Terebratula* beschränkt, Nucleaten, Cincten, Cornuten u. s. w. kommen dagegen sowohl bei *Waldheimia* als *Terebratula* vor, ja sie sind einander oft so überaus ähnlich, dass man zur Unterscheidung das Gerüst präpariren muss, wenn nicht das Durchschimmern eines Septums durch die Schale die Waldheimien als solche erkennen lässt. Es ist das einer jener interessanten Fälle des Vorkommens äusserlich auffallend ähnlicher Formen in ganz verschiedenen Familien, auf deren theoretische Bedeutung in einem früheren Abschnitte hingewiesen wurde (vergl. oben S. 114), und wir werden später bei Besprechung der Formen mit verkalkter Spirale noch weitere Parallelen finden.

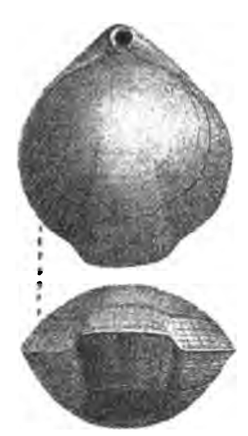


Fig. 182. *Terebratula (Coenothyris) vulgaris* aus dem Muschelkalke, nach Quenstedt.

Eine eigenthümliche Form, welche sich in vieler Beziehung an die Terebratuliden anschliesst, ist *Argiope*, die einfachste Form der Familie der Theci-

[1]) Den Verhältnissen der äusseren Gestalt hat in neuerer Zeit namentlich Rothpletz Rechnung getragen. Vergl. Rothpletz, Geologisch-paläontologische Monographie der Vilser Alpen mit besonderer Berücksichtigung der Brachiopoden-Systematik. Palaeontographica, vol. XXXIII.

düden; sie beginnt, soweit unsere Kenntniss reicht, im Jura und hat sich von da an bis heute erhalten. Die grosse Klappe hat eine mächtig entwickelte Area mit grosser Deltidialöffnung; in der kleinen Klappe ist entweder nur ein Medianseptum vorhanden, oder es strahlen vom Wirbel drei bis fünf Septa aus, an deren jedes sich das aus einer dem Rande der Schale parallel laufenden Schleife bestehende Gerüst anheftet (Fig. 183).



Fig. 183. *Argiope decemcostata* aus der Kreide von Essen; Inneres der kleinen Klappe, vergrössert, nach Suess.

Der Bau von *Argiope* ermöglicht uns auch das Verständniss der sehr merkwürdigen Bildungen, die wir bei *Thecidium* finden; diese meist winzigen Formen treten zuerst in der Trias der Alpen auf [1]) und haben sich in zwei Arten bis in die Jetztwelt erhalten. Entweder ist die ganze kleine oder der Schnabel der grossen Klappe festgewachsen, wodurch das ganze Gehäuse oft sehr unregelmässige Gestalt erhält, ja selbst die freie Schale wiederholt oft in täuschender Weise alle Unebenheiten der Unterlage bis ins feinste Detail. Als augenfälligstes Merkmal in der äusseren Erscheinung tritt das Vorhandensein einer grossen dreieckigen Area mit einem Pseudodeltidium auf. Sehr merkwürdig ist vor Allem der Bau des Innern; abgesehen von Schlosszähnen, Schlossfortsatz und Muskeleindrücken ist es die sehr abweichend entwickelte Armschleife, sowie eigenthümliche kalkige Ausscheidungen des Mantels, welche auffallen; bei verschiedenen lebenden Brachiopoden finden sich in den Mantel eingeschlossen überaus kleine, mikroskopische Kalkkörperchen von unregelmässigem, verästeltem Umriss. Bei *Thecidium* (Fig. 184) sind diese nun ausserordentlich stark entwickelt und mit der Schale verwachsen und können auf diese Weise in fossilem Zustande erhalten werden.

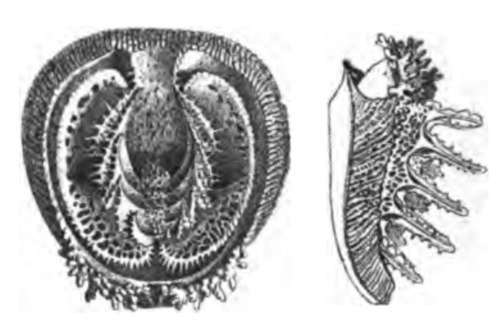


Fig. 184. *Thecidium vermiculare* aus der obersten Kreide von Maestricht; Inneres der kleinen Klappe, von oben und von der Seite, vergrössert, nach Suess.

Beide Schalen haben im Innern einen aufgeworfenen, granulirten Rand; in der kleinen Klappe sind vom Brachialapparat zunächst die Querfortsätze sehr gut entwickelt, sie berühren sich von beiden Seiten her und bilden eine sogenannte Brücke; der Rest der Schleife ist an die Schale angewachsen und verläuft hier bisweilen in einer geschwungenen Linie längs dem aufgeworfenen Schalenrande, und von der Stirne aus, wo beide Aeste sich vereinigen, senden

[1]) Ein aus dem Kohlenkalke citirtes *Thecidium* ist noch zweifelhaft.

sie einen Fortsatz bis in die Nähe des Schlosses ab. Während diese Art des Baues sich mit jenen *Argiope*-Arten vergleichen lässt, bei welchen nur ein Anheftungspunkt für die Schleife vorhanden ist, entsprechen den Argiopen mit mehreren Anheftungspunkten solche Thecidien, bei welchen die festgewachsene Schleife als sogenannter »aufsteigender Apparat« in mehreren fingerförmigen Fortsätzen gegen die Mitte der Schale eingreift. Die eigenthümlichen Ausscheidungen des Mantels lagern im Centrum der Schale und greifen als »absteigender Apparat« zwischen die Finger des aufsteigenden ein; bisweilen sind diese Kalkwucherungen überaus entwickelt, so dass sie einen grossen Theil der Schale einnehmen und dann die Schleife tragen.[1])

An *Thecidium* schliesst sich ziemlich nahe ein Fossil aus den rhätischen Schichten der Alpen an, dessen wahre Natur lange zweifelhaft geblieben war, bis Zugmayer seine Beschaffenheit untersuchte und feststellte;[2]) es ist das *Pterophloios* Gümb., eine kleine Form, welche von *Thecidium* durch das Fehlen einer Area und eines Pseudodeltidiums, durch sehr schwache Schlosszähne und ein kräftig entwickeltes Medianseptum und Spuren zahlreicher radialer Septa in der grossen Klappe abweicht, während die kleine Klappe keine erheblichen Unterschiede erkennen lässt.

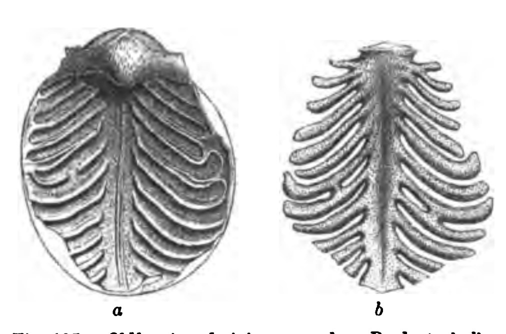


Fig. 185. *Oldhamina decipiens* aus dem Productenkalke der Salt Range nach W. Waagen. Innenseite *a* der grossen, *b* der kleinen Klappe.

Pterophloios führt uns zu zwei der seltsamsten Formen hinüber, welche unter den Brachiopoden überhaupt existiren, zu den in den permischen Ablagerungen des nordwestlichen Indien und in China vorkommenden Gattungen *Lyttonia* und *Oldhamina*.[3]) In Beziehung auf die Beschaffenheit der grossen Klappe ähneln dieselben einigermassen riesigen *Pterophloios* mit einem grossen mittleren und sehr zahlreichen seitlichen Septen; besonders auffallend ist die Rückenschale entwickelt, sie ist rudimentär und bildet zusammen mit dem Gerüste eine stark gelappte Schalenplatte, welche zwischen den Radialsepten der Bauchschale eingreift (Fig. 185). Merkwürdigerweise scheinen diese ganz abnormen Thiere in ihrem räumlichen wie zeitlichen Vorkommen sehr beschränkt zu sein.

---

[1]) Bezüglich des inneren Baues von *Thecidium* vergl. namentlich Suess, Ueber die Brachialvorrichtung bei den Thecideen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1854, Bd. XI, S. 991.

[2]) Zugmayer, Untersuchungen über rhätische Brachiopoden. Beiträge zur Paläontologie Oesterreich-Ungarns, 1880, Bd. I, S. 19. — Waagen, Salt Range Fossils, pag. 391.

[3]) Waagen a. a. O., pag. 395.

Helicopegmata.

Unter dem Namen der Helicopegmata fassen wir nach dem Vorgange von Waagen alle Brachiopoden mit verkalkten Spiralen zusammen, jedoch mit dem Vorbehalte, dass diese Gruppe durchaus keine natürliche ist und nur so lange beibehalten werden kann, bis die wahren Beziehungen der hierhergerechneten Formen zu anderen Abtheilungen besser festgestellt sein werden (vergl. oben S. 545).

Die Formen mit verkalkten Spiralkegeln sind geologisch alt; es kommen Vertreter verschiedener Gattungen schon sehr verbreitet im Silur vor, und die Hauptentwicklung derselben fällt ganz in die paläozoische Periode. Nur eine verhältnissmässig geringe Zahl von Gattungen reicht in die untere Hälfte der mesozoischen Periode und keine einzige Art überschreitet die obere Grenze des Lias.

Wir wenden uns in erster Linie zu der Familie der Atrypiden, welche sich den Rhynchonellen unter den Campylopegmata aufs Innigste anschliessen; *Atrypa* selbst stimmt in allen wesentlichen Merkmalen der allgemeinen Form der Schnabelbildung u. s. w. mit *Rhynchonella* überein, und bei manchen Arten könnte man ohne Kenntniss des Schaleninnern zweifelhaft sein, mit welcher der beiden Gattungen man es zu thun hat, wenn auch in der Regel der Habitus eine Entscheidung gestattet. Der einzige, wirklich nennenswerthe Unterschied besteht darin, dass bei *Atrypa* (Fig. 186) im Innern der kleinen Klappe, an die vom Schlosse ausgehenden Crura angeheftet, zwei verkalkte Spiralkegel vorhanden sind, deren Spitzen sich gegen die Mitte der kleinen Klappe richten; allein auch dieser Unterschied kann nicht als ein sehr wichtiger betrachtet werden, denn wenn wir die fleischigen Spiralarme von *Rhynchonella* vergleichen, so finden wir, dass sie in Lage, Grösse und Form sehr gut mit den Spiralkegeln von *Atrypa* übereinstimmen, der Unterschied liegt nur in dem Vorhandensein einer Verkalkung im einen, in deren Fehlen im anderen Falle.



Fig. 186. Armgerüst von *Atrypa desquamata* aus englischem Mitteldevon, nach Davidson.

An *Atrypa* schliessen sich einige verwandte Gattungen von geringerer Bedeutung an, welche durch Abweichungen in den Einzelheiten des Gerüstbaues, namentlich dadurch ausgezeichnet sind, dass die Spitzen der Spiralkegel mehr oder weniger direct gegeneinander gerichtet sind *(Glassia, Zygospira, Coelospira, Anazyga)*. Alle Atrypiden sind ausschliesslich silurischen und devonischen Alters.

An die Atrypiden wird in der Regel eine Gruppe kleiner Formen angeschlossen, die Koninckiniden, welche namentlich in Trias und Lias verbreitet sind; wenn nicht der ganze Schalenbau durch Festwachsung an einen fremden Körper verzerrt ist, so ist die grosse Klappe stark convex, die kleine concav und schliesst sich wie bei einer Leptaena eng an die grosse an, so dass zwischen beiden nur ein sehr schmaler Raum für das Thier vorhanden ist; die Schalenstructur ist faserig, im Innern sind zwei locker aufgerollte Kalkspiralen vorhanden, deren Spitze gegen die grosse Klappe, also entgegengesetzt der Richtung bei *Atrypa,* gewendet ist. Die wichtigsten Gattungen sind *Koninckina* (Fig. 187) ohne Area und Deltidialöffnung, eine Gattung, welche in der Trias ziemlich verbreitet ist, ferner ihre Begleiterin, die noch nicht hinreichend bekannte *Amphiclina.* Dazu gesellt sich in Trias und Lias die Gattung *Koninckella* mit deutlicher Area und Loch in der grossen Klappe, welche namentlich die angeblichen Leptaenen des Lias umfasst. Als eine durch Aufwachsung stark veränderte Form muss die merkwürdige *Thecospira* aus den rhätischen Ablagerungen betrachtet werden, welche äusserlich einem *Thecidium* gleicht, aber, wie Zugmayer gezeigt hat, mit ausgezeichneten Spiralkegeln versehen ist.[1])



Fig. 187. *Koninckina Leonhardi* aus der oberen Trias von St. Cassian, nach Suess.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Koninckiniden sind noch ziemlich zweifelhaft; gegen eine nahe Verwandtschaft mit den Atrypen spricht ausser der grossen Kluft, welche das geologische Vorkommen beider trennt, namentlich der Umstand, dass die Spiralkegel in beiden Fällen die entgegengesetzte Richtung haben, bei den einen mit der Spitze gegen die grosse, bei den anderen gegen die kleine Klappe. Auch mit den übrigen Vertretern der Helicopegmata lässt sich keinerlei Verwandtschaft erkennen; selbst *Anoplotheca,* welche bisweilen hierher gestellt wird, scheint keine näheren Beziehungen zu haben. Die nächstliegende Vermuthung wäre natürlich die, dass die Koninckiniden zu den Strophomenen und Leptaenen in einem ähnlichen Verhältnisse stehen wie *Atrypa* zu *Rhynchonella,* da, abgesehen von der äusseren Aehnlichkeit, manche Orthiden Eindrücke horizontaler Spiralarme mit wenigen Windungen zeigen, diese Organe scheinen also in beiderlei Abtheilungen gleiche Gestalt gehabt zu haben. Dem steht allerdings eine Schwierigkeit in dem Vorhandensein faseriger Schale bei den Koninckiniden gegenüber, während alle hier in Betracht kom-

[1]) Für die Koninckiniden vergl. namentlich: Munier-Chalmas, Sur quelques genres de Brachiopodes. Bull. Soc. Géol., 1879/80, pag. 280. — Zugmayer, Untersuchungen über rhätische Brachiopoden. Beiträge zur Paläontologie Oesterreich-Ungarns, 1880, Bd. I, S. 1. — Bittner, Ueber das Vorkommen von Koninckinen und verwandten Brachiopodengattungen im Lias der Ostalpen und in der alpinen Trias. Verhandlungen der geolog. Reichsanstalt, Wien 1886, S. 553. — Ueber Koninckiniden des alpinen Lias. Jahrbuch der geolog. Reichsanstalt, 1887, Bd. XXXVII, S. 281.

menden Orthiden punktirte Schale besitzen; allein wir müssen uns erinnern, dass auch *Strophomena* und *Leptaena* keine normale Punktirung zeigen, sondern schräg gegen die Schalenoberfläche ansteigende Canäle führen. Eine solche Beschaffenheit ist zumal bei den kleinen Schälchen der Koninckiniden durchaus nicht einfach zu beobachten und der Nachweis für das Vorhandensein oder Fehlen nur durch mikroskopische Beobachtung von Schliffen zu führen, die bisher bei Koninckinen noch nicht durchgeführt worden ist. Vorläufig also muss diese Frage noch ungelöst bleiben.

Wie die Atrypiden nahe Beziehungen zu den Rhynchonellen erkennen lassen, so sind die Nucleospiriden entschieden mit den Terebratuliden verwandt; die äussere Erscheinung ist in einem Maasse übereinstimmend, dass eine Unterscheidung ohne Kenntniss des Gerüstes überhaupt nicht möglich ist, und es ist sehr wahrscheinlich, dass unter den Formen der paläozoischen Zeit, die man zu den Nucleospiriden und namentlich zu *Retzia* und *Meristina* zu stellen pflegt, sich noch mancher Terebratulide verbirgt. *Retzia trigonella*[1]) aus dem Muschelkalke und *Waldheimia trigonella* aus dem oberen Jura sind einander so ähnlich, dass sie für eine und dieselbe Art gehalten wurden, bis man bei ersterer die verkalkten Spiralkegel fand. Bei den Nucleospiriden ist der Schnabel durch ein Loch abgestutzt, der Schlossrand gerundet, die Schalenstructur punktirt, die verkalkten Spiralkegel im Innern so gestellt, dass sie mit den Spitzen gegen die Seitenränder gerichtet sind (Fig. 188); die Verbindung dieser Spiralkegel mit dem Schlossrande der kleinen Klappe erfolgt durch Vermittlung einer ziemlich einfachen Schleife, welche wesentlich den Charakter einer Waldheimienschleife an sich trägt. Wir gehen nicht auf die Schilderung der Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen, wie *Retzia, Nucleospira, Meristina, Dayia, Eumetria,* ein, welche auf Abweichungen in der Entwicklung des Gerüstes beruhen. Die Nucleospiriden treten im Silur auf, ihr letzter Vertreter ist *Retzia superba* aus der obersten alpinen Trias.



Fig. 188. Gerüst von *Retzia Salteri* aus englischem Obersilur, nach Davidson.

Vermuthlich schliesst sich hier auch eine etwas abweichend gebildete Form an, der bekannte *Uncites gryphus,* welcher mit *Stringocephalus* in der Rheingegend, in Belgien, England u. s. w. ein Hauptleitfossil des oberen Mitteldevon darstellt und neuerdings auch im böhmischen Devon nachgewiesen worden ist. Die äussere Gestalt ist durch sehr langen, vorspringenden Schnabel und

[1]) Es ist fraglich, ob die Art zu *Retzia* oder zu *Athyris* gehört; an ungarischen Exemplaren wurde zuerst Punktirung beobachtet, spätere Untersuchung von Exemplaren anderer Fundorte zeigte Faserschale. Eine Entscheidung wird nur durch mikroskopische Untersuchung gut erhaltener, nicht verkieselter Stücke möglich sein.

eine bei Brachiopoden sehr seltene unsymmetrische Bildung ausgezeichnet; die Sculptur besteht aus radialen Streifen, die Structur ist faserig; im Innern sind mit den Spitzen nach den Seitenrändern gerichtete, verkalkte Spiralkegel vorhanden, welche ohne Vermittlung einer Schleife unmittelbar an die vom Schlossrande der kleinen Klappe ausgehenden Crura geheftet sind, eine Einfachheit der Bildung, welche mehr an die später zu besprechenden Spiriferiden als an die Nucleospiriden erinnert; im Allgemeinen stellt *Uncites* einen ziemlich isolirten Typus dar, dessen Verwandtschaftsverhältnisse noch etwas unklar sind.

Innige Beziehungen zu den Nucleospiriden zeigt die Familie der Athyriden (Spirigeriden) mit den Gattungen *Athyris (Spirigera), Spirigerella, Kayseria, Whitfieldia, Bifida, Merista* und *Meristella*. Sie sind in der äusseren Erscheinung von den Nucleospiriden (und ebenso von Terebrateln) durchaus nicht zu unterscheiden; auch Lage und Richtung der Spiralkegel stimmt mit den Nucleospiriden überein, dagegen unterscheiden sie sich von diesen durch die meist faserige Schale, namentlich aber durch sehr verwickelten Bau der Schleife, an welche sich die Spiralkegel anschliessen. Den normalen Typus der Athyrinen im engeren Sinne, zu welchen alle die oben genannten Gattungen ausser *Merista* und *Meristella* gehören, zeigt Fig. 189 *b*, bei den Meristellinen *(Merista* und *Meristella)* gesellen sich dazu noch zwei eigenthümliche, ringförmige Bänder (Fig. 189 *a*).

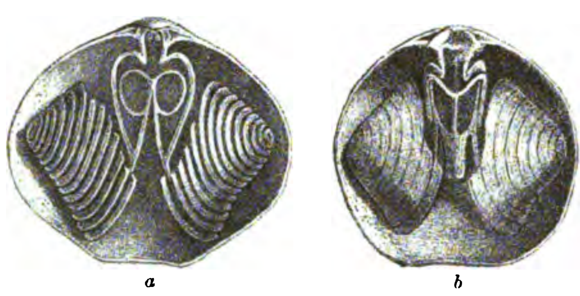


Fig. 189. Gerüste von Athyriden, nach Davidson. *a Merista herculea* aus böhmischem Devon, *b Athyris concentrica* aus englischem Silur.

Die Meristellinen sind auf Silur und Devon beschränkt, die Athyrinen haben weit grössere geologische Verbreitung, sie beginnen im Silur, und die Gattung *Athyris* erstreckt sich über die Grenze der paläozoischen Periode bis in die Trias, wo gerade in den allerjüngsten Schichten *Athyris* oder *Spirigera oxycolpos* als der letzte und gleichzeitig als der grösste und stattlichste Vertreter der Athyriden in den rhätischen Schichten der alpinen Region auftritt.


Fig. 190. *Spirifer Verneuili* aus dem Devon, nach Quenstedt.

Die letzte Gruppe der Helicopegmata bilden die Spiriferiden, welche als die eigentlich typischen Repräsentanten der ganzen Abtheilung gelten (Fig. 190); schon äusserlich unterscheiden sie sich von allen anderen Angehörigen dieser Gruppe durch lange, gerade Schlosslinie und

hohe dreieckige Area, welche einen dreieckigen, häufig durch ein Pseudodeltidium geschlossenen Schlitz trägt. Im Innern sind die Spiralkegel wie bei *Retzia* und *Athyris* gegen die seitlichen Ränder der Schale gerichtet, allein es tritt keine Schleife auf, sondern die Spiralkegel sind ganz einfach an die Crura geheftet, welche häufig durch eine Brücke miteinander verbunden sind (Fig. 191).

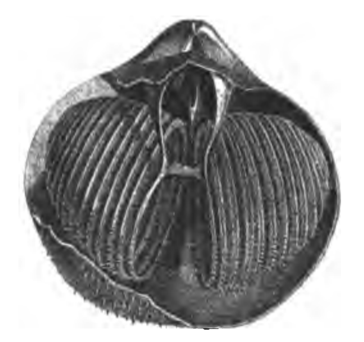


Fig. 191. Gerüst von *Spiriferina rostrata* aus dem Lias, nach Davidson.

Die geologisch ältesten und daher wohl auch die ursprünglichsten Formen der Spiriferiden, die Gattungen *Spirifer* und *Cyrtia,* haben faserige Schale und die Brücke zwischen den beiden Gerüsthälften fehlt (Delthyrinen); die erstere Gattung hat lange Schlosslinie, die Deltidialöffnung wird im Alter von oben her verschlossen. *Cyrtia* (Fig. 192) ist durch sehr hohe Area mit compactem, meist von einer runden Oeffnung durchbohrtem Pseudodeltidium und sehr entwickelte Zahnplatten ausgezeichnet; ihre Verbreitung ist im Silur und Devon, während *Spirifer* sich vom Silur über die Grenze der paläozoischen Zeit hinaus bis in die Trias erstreckt.

Fig. 192. *Cyrtia exporrecta* aus dem oberen Silur, nach Quenstedt.

Durch eigenthümliche Schalenstructur ist die namentlich in den jüngeren paläozoischen Ablagerungen verbreitete Abtheilung der Martiniinen *(Martinia, Martiniopsis)* ausgezeichnet, bei welcher nur die äusserste Schalenlage deutlich punktirt ist. Bei der dritten Abtheilung, den Suessiinen, endlich haben wir meist punktirte Schale (ausser bei *Suessia*), und die Crura des Gerüstes sind durch eine Brücke verbunden; die älteste Gattung ist *Cyrtina*, mit sehr kräftigen Zahnstützen in der grossen Klappe, die sich zu einem mächtigen Medianseptum vereinigen; sie beginnt im Devon und reicht bis in die Trias. *Spiriferina,* die Parallelform zu *Spirifer,* beginnt im Kohlenkalke und hält bis zum Lias an, während *Suessia* ganz auf den Lias beschränkt ist.

Verwandtschaftsverhältnisse der Brachiopodengruppen.

Wir haben wenigstens flüchtig die wichtigsten Vertreter der Pegmatobranchier, der Formen mit festem, verkalktem Brachialapparat, kennen gelernt, und dabei konnte mehrfach auf Bindeglieder hingewiesen werden, welche die einzelnen Gruppen untereinander verknüpfen. Wenn wir aber auch auf diese Weise hie und da einzelne Stücke der Stammesentwicklung erfassen können, so sind wir doch noch sehr weit davon entfernt, einen befriedigenden Ueber-

blick über das ganze Formengebiet zu besitzen, und über einige der wichtigsten Fragen sind wir noch ganz im Unklaren.

Werfen wir einen Blick auf die grossen Hauptzüge der Beziehungen zurück, so haben wir zunächst in den Rhynchonelliden eine Formengruppe, welche auf die Typen ohne Armgerüst zurückgreift, und in den nahen Uebereinstimmungen zwischen *Porambonites* einerseits und *Pentamerus* andererseits finden wir einen festen Anknüpfungspunkt. Die nächste Vermuthung ist natürlich die, dass die übrigen Rhynchonelliden von *Pentamerus* abstammen, und in der That liessen sich manche Thatsachen für diese Ansicht beibringen. Allein ein entscheidender Beweis ist doch nicht vorhanden und die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass, wie Waagen es annimmt, die Rhynchonellen mit ihren wenig entwickelten Septen und Zahnplatten eine Parallelreihe zu den Pentameren und Camarophorien darstellen.

Wie in dieser, so bieten die Rhynchonellen noch in einer zweiten Richtung Schwierigkeiten, nämlich in ihren Beziehungen zu den Atrypen mit ihren kalkigen Spiralen. Wir haben gesehen, dass beide Gattungen ganz ausserordentliche Aehnlichkeit zeigen, und dass ein Unterschied nur in dem Vorhandensein verkalkter Spiralkegel bei *Atrypa* gelegen ist, so dass beide als die unmittelbarsten Verwandten betrachtet werden müssen, welche auf irgend eine genetische Verwandtschaft hinweisen. Dabei ist es aber noch zweifelhaft, ob man die Formen mit oder diejenigen ohne kalkige Spirale als die ursprünglicheren betrachten soll; auf den ersten Blick allerdings scheint es sehr natürlich, die einfache Cruralbildung der Rhynchonellen als die einfachere Erscheinung zu betrachten, zu welcher später als eine complicirtere Entwicklung die Spiralen hinzutreten; allein eine solche Folgerung ist durchaus nicht sicher, denn mit ebendemselben Rechte kann man die ganz gleichheitliche Verkalkung auf der ganzen Länge der weichen Arme als das morphologisch einfachere Verhältniss betrachten, dem gegenüber die Differencirung in einen durch Crura gestützten Anfangstheil und dessen weitere freie Fortsetzung als ein fortgeschritteneres Stadium betrachtet werden könnte.

So bietet uns schon die einfachste Abtheilung der Pegmatobranchier, die Abtheilung der Rhynchonelliden, grosse Schwierigkeiten; trotz mancher wichtiger Andeutungen im Einzelnen sind doch die thatsächlichen Anhaltspunkte noch zu gering, um einen genauen Einblick in die Abstammungsverhältnisse gewähren zu können.

Ganz ähnliche Verhältnisse sehen wir bei den Terebratuliden; wir haben hier *Waldheimia* als den ältesten und ursprünglichsten Typus erkannt und wenigstens für einen grossen Theil der anderen Formen können wir den genetischen Zusammenhang mit der genannten Gattung mit grosser Wahrscheinlichkeit bezeichnen, wenn auch die sehr eigenthümlichen Erscheinungen von Fälschung und Kürzung der individuellen Entwicklung beim ersten Anblicke

etwas verwirrend wirken. Wenn wir aber den Versuch machen, die Abstammung für *Waldheimia* selbst und damit für die Terebratuliden zu ermitteln, so fehlt es uns an genügenden Anhaltspunkten, wenn wir auch vermuthen können, dass eine mittelbare oder unmittelbare Anknüpfung an die Orthiden stattgefunden habe.[1]) Ebenso finden wir auch hier die schon besprochenen merkwürdigen Beziehungen zu Formen mit verkalkten Spiralen, zunächst zu den Nucleospiriden, der Gattung *Retzia,* deren Schleife zwar kürzer und gegen die grosse Schale aufgerichtet ist, doch in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen von *Waldheimia* übereinstimmt. Allerdings ist noch eine weitere Abweichung zu bemerken, dass nämlich bei den Terebratuliden der spiralig aufgerollte Theil der weichen Arme klein und ziemlich schwach entwickelt ist und weit hinter der Grösse zurückbleibt, welche diese Organe bei den Nucleospiriden nach dem Umfange der kalkigen Spiralbänder gehabt haben müssen; es ist also in dieser Beziehung bei den Terebratuliden eine Rückbildung eingetreten. Dieser Umstand legt den Gedanken nahe, dass diese Rückbildung mit dem Verluste der Kalkspiralen Hand in Hand gegangen sei, dass also die Terebratuliden den abgeleiteten, die Nucleospiriden den ursprünglichen Typus darstellen, und damit steht auch die Seltenheit der Terebratuliden in den ältesten Ablagerungen gut im Einklang.

Fast jeder Anhaltspunkt zur Beurtheilung fehlt uns bei den noch übrigen Vertretern der Pegmatobranchier, nämlich bei denjenigen Formen der Helicopegmata, welche man nicht bestimmt mit einem Typus ohne Kalkspirale verbinden kann; wohl konnten wir bei den Koninckiniden auf eine gewisse Aehnlichkeit mit Strophomenen und Leptaenen hinweisen, die Athyriden stehen den Nucleospiriden wenigstens äusserlich sehr nahe, manche Spiriferiden erinnern sehr an *Orthis,* aber das sind vorläufig noch durchaus vage Vermuthungen, eine berechtigte Ansicht in dieser Beziehung auszusprechen sind wir nicht im Stande.

Gattungsfassung bei den Brachiopoden.

Ist somit auf dem Wege zu richtiger Zusammenfassung trotz einzelner Fortschritte noch kein befriedigendes Ergebniss zu verzeichnen, so ist dafür in neuerer Zeit um so mehr auf dem Gebiete der Specialisation geschehen; auf Grund von oft sehr minutiösen Merkmalen sind Gattungen in sehr grosser Zahl aufgestellt worden, so dass nach den neueren Untersuchungen jede der alten umfassenden Sippen in eine grössere Anzahl von solchen Abschnitten zerfällt. Ueber die Berechtigung dieses Vorgehens sind die Ansichten sehr getheilt, und wenn es auch dem Zwecke dieses Buches ferne liegt, auf die Berechtigung aller einzelnen Genera einzugehen, so müssen wir uns doch mit den leitenden Grundsätzen etwas befassen. Nur beiläufig sei bemerkt, dass wohl auf kleine Abweichungen

[1]) Entweder unmittelbar oder durch Vermittlung der Nucleospiriden.

in der Beschaffenheit des Armgerüstes zu grosser Werth gelegt wird, nicht nur insoferne andere Merkmale daneben über Gebühr vernachlässigt werden, sondern auch darum, weil der Beweis noch durchaus nicht geführt ist, dass diesem Charakter jener hohe Grad von Beständigkeit zukömmt, welchen er besitzen muss, um mit Recht eine so überwiegende Rolle in der Systematik spielen zu können. Man nimmt an, dass alle einander sehr ähnlichen und sehr nahe miteinander verwandten Arten in diesem Punkte genau übereinstimmen, und dass darin weniger Variabilität herrsche als in anderen Beziehungen, aber wenn wir die Sache etwas näher zu prüfen suchen, ist die Grundlage, auf der diese Annahme beruht, eine ziemlich schwache. In Folge der grossen Schwierigkeiten, welche eine genaue Präparation des Armgerüstes bietet, ist sowohl die Zahl der Arten als die der Exemplare innerhalb einer Art, bei welchen darüber ausreichende Beobachtungen gemacht worden sind, verhältnissmässig gering, und daher fehlt es auch an Anhaltspunkten für die Beurtheilung des Grades von Beständigkeit, welcher in dieser Hinsicht herrscht. Die Grundlage ist demnach keine sichere, ja der Umstand, dass bei den Waldheimien das Gerüste im Laufe der individuellen Entwicklung sehr grosse Veränderungen erleidet, ermahnt in dieser Beziehung zu grosser Vorsicht, und zu demselben Ergebnisse führt uns die Beobachtung, dass unter Umständen innerhalb sehr gleichartiger Abtheilungen erhebliche Schwankungen in der Schleifenbildung beobachtet werden konnten, wie das z. B. bei den Loricaten und Runcinaten in der Terebratellengruppe im oberen Jura der Fall ist.

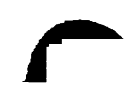
Ganz abgesehen von diesem einen Punkte, drängt sich aber die Frage auf, ob denn überhaupt die weitgehende Zersplitterung in einzelne Gattungen gerechtfertigt ist. Von manchen Seiten wird dieselbe in entschiedenster Weise missbilligt, es wird geltend gemacht, dass der Ueberblick verloren geht, und dass es dem Einzelnen nicht mehr möglich ist, die ganze Menge all' der einzelnen Formen sich einzuprägen. Der zweite Grund ist ganz bedeutungslos. Wenn es für die gründliche Erörterung einer Formengruppe nützlich und förderlich ist, sie in viele kleine Genera zu zertheilen, so muss dies geschehen, wenn auch das Studium dadurch für denjenigen erschwert wird, welcher erst anfängt, sich mit dem Gegenstande zu befassen. Man kann nicht die Wissenschaft aus Bequemlichkeitsrücksichten künstlich auf einem einfachen Stande zurückhalten.

Eine andere Frage ist aber die, ob denn wirklich die Vertiefung der Kenntniss, die Gründlichkeit der Erforschung auf diesem Wege gefördert wird; dass das Zerspalten und Namengeben an sich kein Gewinn ist, wird jeder vernünftige Mensch einsehen, und wenn daher manchen Specialisten der Umstand genügt, dass eine Gattung viele Arten enthält, um nach den oberflächlichsten Merkmalen[1]) eine Zerreissung derselben vorzunehmen, so muss dies aufs Entschie-

[1]) Zu denen ich die Charaktere des Armgerüstes bei den Brachiopoden nicht rechne.

denste verworfen werden. Allein dass solche Missbräuche in der Ausführung vorkommen, ist kein Grund, dass bei rationeller Behandlung die Trennung nicht von Nutzen sein könnte. Wir müssen uns vor Allem den Zweck der Namengebung und des zoologischen und paläontologischen Systems klar machen. Die Systematik soll die verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen zueinander zum Ausdruck bringen, gleichsam graphisch darstellen, die Namen, meist ziemlich bedeutungslos, ja sehr oft ganz sinnlos, sollen die Verständigung erleichtern und das Gedächtniss unterstützen, dem sie sich leichter einprägen als eine andere, an sich vielleicht rationellere Bezeichnungsweise, z. B. durch Nummern. Beim Anfange des Studiums einer Formengruppe ist der erste Schritt die Beschreibung von Einzelformen, von Arten; die Feststellung von verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen diesen stellt schon einen höheren Grad der Erkenntniss dar, und zwar werden dabei zuerst nach einigen wichtigen, auffallenden Charakteren Gattungen im weitesten Sinne unterschieden. Beim weiteren Eindringen des Studiums werden alle Merkmale, auch diejenigen, welche weniger hervortreten oder schwieriger festzustellen sind, aufgesucht und eingehender gewürdigt; es ergibt sich dabei, dass in der Regel innerhalb jener weiten Gattungen der früheren Forscher sich engere Gruppen abheben, deren Angehörige untereinander näher verwandt, von den anderen durch grösseren Abstand geschieden sind.

Auf diesem Standpunkte befindet sich die systematische Paläontologie jetzt; sie hat an vielen Punkten schon eine solche Gliederung nachgewiesen, an anderen ist die Arbeit eben im Gange, andere erwarten noch die entsprechende Sichtung. Darüber, dass ein solches Eindringen in die engeren Verwandtschaftsverhältnisse einen Fortschritt darstellt, wird kein Zweifel bestehen, und ebenso wird kaum zu bestreiten sein, dass diese Aenderung in sachlicher Richtung auch formell ihren Ausdruck in der Systematik finden muss, und es kann nur die Art und Weise fraglich sein, in welcher dies geschehen soll. Die einen geben Gattungsnamen, die anderen halten sich an die alten umfassenden Genera und unterscheiden innerhalb derselben Gruppen, die aber in dem systematischen Namen der Art, in der Formel, mit welcher die einzelnen Typen bezeichnet werden, nicht zum Ausdrucke kommen; der eine wird für die Terebratuliden mit ringförmiger Schleife den Gattungsnamen *Terebratulina* anwenden, der andere für sie innerhalb der Gattung *Terebratula* eine Section der Annuliferae anbringen, für den ersteren heisst die bekannte lebende Art *Terebratulina caput serpentis,* für den letzteren *Terebratula caput serpentis,* und in dem letzteren Namen kömmt das Vorhandensein einer ringförmigen Schleife nicht zum Ausdrucke. Der eine wird von einer Gruppe der Nucleaten und Diphyen, der andere von einer Gattung *Pygope* sprechen. Ohne die Berechtigung der Abtrennung im einzelnen Falle irgend in Betracht zu ziehen, kömmt es nur ganz allgemein darauf an, welche der beiden Methoden den Vorzug verdient; es handelt sich



hier nicht um eine theoretische Principienfrage, sondern es muss nur der Zweckmässigkeits- und Nützlichkeitsstandpunkt entscheiden.

Es ist schon viel für und wider gesprochen und geschrieben worden, im Allgemeinen aber herrscht jetzt die Neigung zur Annahme vieler kleiner Gattungen vor, und auch ich halte deren Verwendung innerhalb gewisser Grenzen für zweckmässig; was mir in dieser Richtung bestimmend und entscheidend scheint, ist die hundertfach gemachte Erfahrung, dass viele Paläontologen mit weit grösserer Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit verfahren, wenn es sich darum handelt, eine neue Gattung zu beschreiben, als bei der Aufstellung einer einfachen Formengruppe; andererseits findet auch die letztere in der Regel sehr wenig Beachtung, sie wird oft geradezu ignorirt. Es wird auch durch den Zwang, die oft ziemlich schwierig zu ermittelnden Charaktere der kleinen Gattungen aufzusuchen, eine oberflächliche und auf reinen Aeusserlichkeiten fussende Beschreibung und Bestimmung der Arten, wie sie leider oft genug vorkömmt, mehr und mehr hintangehalten, es wird ein gewisser Zwang zur gründlicheren Untersuchung ausgeübt. Es ist allerdings seltsam, dass derartige Dinge, man kann sagen, solche psychologische Motive, bestimmend sein sollen, dass die Rücksicht auf regelmässig sich wiederholende Fehler entscheidet, statt dass man sich auf die Besserung der Uebelstände direct hinzuarbeiten bemüht, aber trotzdem wird jeder, der die geologische und paläontologische Literatur mit unbefangener Kritik ins Auge fasst, die hier gegebene Darstellung richtig finden müssen.

Damit ist allerdings nicht gesagt, dass nun jede beliebige Zersplitterung und Atomisirung der Gattungen, oder dass gewisse Ausschreitungen, wie sie in letzter Zeit vorgekommen sind, zu billigen seien; nur auf Grund der eingehendsten Kritik und genauesten Studiums erscheint eine Abtrennung zulässig, und, wie in allen systematischen Fragen, gehört ausgesprochener Takt und stetes Bewusstsein der zulässigen Grenzen und aller Folgen und Folgerungen, die sich an die Anbringung eines Schnittes knüpfen, dazu, um nicht in Uebertreibung zu verfallen und dadurch die Methode ad absurdum zu führen. Vor Allem in der Gliederung der Terebratuliden scheint mir in neuerer Zeit in dieser Richtung gesündigt worden zu sein.

So bieten die Brachiopoden nicht nur in der Erforschung neuer Thatsachen und Beziehungen, sondern auch in der Kritik der bisherigen Leistungen noch ein sehr weites Feld der Arbeit.

Verbreitung der Brachiopoden.

Die Brachiopoden stellen offenbar einen sehr alten Stamm des Thierreiches dar; es geht das zunächst aus dem Umstande hervor, dass Reste von ihnen schon in den frühesten fossilführenden Schichten der cambrischen Formation sich

finden; aber in noch grössere Ferne müssen wir das erste Erscheinen derselben zurückversetzen, da in der cambrischen Zeit nicht nur die zwei Haupttypen, die Schlossträger und Schlosslosen voneinander getrennt, sondern die ersteren auch schon in mehrere Familien differencirt erscheinen; ja die schlosslosen Brachiopoden haben den Höhepunkt ihrer Entwicklung in der cambrischen und untersilurischen Zeit, die Schlossträger im Obersilur und Devon, in den jüngeren paläozoischen Ablagerungen ist auch diese letztere Abtheilung schon im Rückgange begriffen.

Allerdings geht das nicht so weit, dass auch alle einzelnen Familien von dieser Abnahme mit betroffen wären; von den 18 Familien, welche wir unter den Brachiopoden unterscheiden, sind 15 schon im Silur und Devon vorhanden und 12 erreichen hier den Höhepunkt ihrer Entwicklung oder sind auf diese Formationen beschränkt. (Linguliden, Disciniden, Oboliden, Trimerelliden, Siphonotretiden, Orthiden, Porambonitiden, Rhynchonelliden, Atrypiden, Nucleospiriden, Athyriden, Spiriferiden.) Die Productiden erreichen die stärkste Entfaltung erst in der zweiten Hälfte der paläozoischen Zeit, die Terebratuliden werden in der nachpaläozoischen Periode der herrschende Brachiopodentypus, die Koninckiniden finden ihr Maximum in der Trias; die Craniaden bleiben vom Silur bis heute in ziemlich gleichmässig schwacher Entfaltung, Coralliopsiden und Thecidiiden sind erst nach Schluss des Silur aufgetreten. In der Trias kommen noch 11 Familien von Brachiopoden vor, die Linguliden, Disciniden, Craniaden, Productiden,[1]) Rhynchonelliden, Terebratuliden, Thecidiiden, Nucleospiriden, Athyriden, Koninckiniden und Spiriferiden. Davon fehlen im Jura die Productiden, Nucleospiriden und Athyriden, in der Kreide die Koninckiniden und Spiriferiden, es bleiben also noch sechs Familien übrig, welche sich von da an bis auf den heutigen Tag erhalten haben, und diese sind mit Ausnahme der Thecidiiden alle schon im Silur vorhanden (Disciniden, Linguliden, Craniaden, Rhynchonelliden und Terebratuliden.

Im Grossen und Ganzen sehen wir also in den Brachiopoden der Jetztzeit sehr starken Rückgang der Familien- und Gattungstypen, und ebenso ist es bezüglich der Artenzahl. Den etwa 6000 Arten fossiler Formen, welche jetzt beschrieben sein mögen, können die heutigen Meere kaum 100 lebende Formen entgegensetzen.

Mögen es aber auch nur dürftige Reste sein, die wir noch treffen, so sind sie doch für das Verständniss der fossilen Reste von unschätzbarem Werth; bei der Schilderung des Baues lieferten sie uns stets die Erklärung für die verschiedenen Eigenthümlichkeiten, und ebenso sind die Daten über die Verbreitung in den Meeren die Basis für jedes Urtheil über die Vorkommensverhältnisse der untergegangenen Verwandten. Glücklicherweise liegen gerade bezüglich

[1]) Bisher ein einziges Exemplar von *Productus*.



vieler Brachiopoden genaue Angaben über die Meerestiefe vor, in der sie leben. Wie Suess schon vor längerer Zeit hervorgehoben hat, besteht in dieser Beziehung ein beträchtlicher Unterschied zwischen den hornschaligen und den kalkschaligen Typen; die ersteren sind ganz vorwiegend Bewohner des seichten Wassers, und nur eine einzige Art macht eine Ausnahme von dieser Regel, es ist das *Discina atlantica,* eine ausgezeichnete Tiefseeform, die zu denjenigen Brachiopoden gehört, welche in die grösste Tiefe (2425 Faden) reichen; nur eine *Terebratula* ist noch tiefer bekannt (2900 Faden).

In der grossen Mehrzahl sind die Hornschaler Bewohner ganz seichten Wassers. Anders dagegen verhalten sich die Kalkschaler; einige allerdings leben gleich jenen ganz nahe dem Wasserspiegel, allein dies ist doch nur bei verhältnissmässig wenigen der Fall, die meisten finden sich in den sogenannten mittleren Tiefen zwischen 50 und 600 Faden, während die grossen Tiefen ziemlich arm sind, nur 11 Arten reichen unter 1000 Faden hinab, und nur 5 sind ausschliesslich Bewohner dieser Region.

Wenn man aus diesen Thatsachen Schlüsse auf die Verhältnisse, unter welchen sich die Brachiopoden führenden Ablagerungen der Vorzeit gebildet haben, ziehen wollte, so müsste man die Schichten mit vielen kalkschaligen Formen als Sedimente der mittleren Tiefe, Gesteine mit hornschaligen Typen als Seichtwasserabsätze ansprechen. Ein solcher Schluss ist aber natürlich nur dann richtig, wenn angenommen werden darf, dass die einzelnen grossen Abtheilungen sich in ihrer Lebensweise im Laufe der Zeit nicht geändert haben; für eine solche Voraussetzung spricht in der That der Umstand, dass Hornschaler und Kalkschaler sich in ihrem Vorkommen fast immer gegenseitig ausschliessen; einer Schicht, welche zahlreiche Exemplare der einen Abtheilung führt, fehlt die andere in der Regel ganz oder fast ganz, eine Regel, von welcher nur die paläozoische Gattung *Orthis* eine Ausnahme zu machen pflegt, indem diese auch mit *Lingula, Discina* und ähnlichen hornigen Typen zusammen vorzukommen pflegt. Auch die Verhältnisse, unter welchen man im Tertiär und in mesozoischen Bildungen die Brachiopoden findet, scheinen der Hauptsache nach für ein gleiches Vorkommen wie heute zu sprechen; dagegen wäre es nach dem heutigen Stande unserer Kenntniss zu gewagt, wenn man den Schluss auf die so weit abliegende paläozoische Zeit ausdehnen wollte. Wenn man z. B. behaupten wollte, dass all' jene cambrischen und untersilurischen Ablagerungen, welche viele *Lingula, Discina, Obolus* u. s. w. enthalten, aus seichtem Wasser stammen, weil die dürftigen Ueberreste der damals so reich entwickelten Hornschaler jetzt in seichtem Wasser leben, so wäre das wohl sicher ein Trugschluss. In allen derartigen Fragen ist grosse Vorsicht nothwendig, wenn man nicht durch falsche Analogieen irregeleitet werden soll.

Anhang. Das System der Brachiopoden.

Da die Anordnung der Brachiopoden auf den vorhergehenden Blättern in manchen Punkten von den bisherigen Systemen abweicht, so folgt hier eine Uebersicht derselben. Die Gattungen sind nicht alle angeführt, sondern nur die wichtigeren unter ihnen als Beispiel.

I. Ecardines. Ohne Schlosszähne und Schlossfortsatz; kein Schlossmuskel. Die Verschiebung der Klappen gegeneinander geschieht durch Gleitmuskeln. Bei den lebenden Formen endet der Verdauungstract in einem After.

1. Linguliden. Hornschalig, fast gleichklappig, der Muskelstiel tritt zwischen den Wirbeln beider Klappen hervor; Muskeleindrücke schwach, Gleitmuskel nicht ganz randständig. Cambrisch—recent. Hauptverbreitung im Cambrium und Silur. *Lingula, Lingulella, Lingulepis.*

2. Disciniden. Hornschalig, fein punktirt, mit centralem oder subcentralem Wirbel; Muskelstiel tritt durch einen Schlitz in der kleineren, ventralen Klappe aus. Cambrisch—recent. Hauptverbreitung im Silur. *Discina, Trematis.*

3. Oboliden. Schale kalkig-hornig, etwas ungleichklappig; Muskelstiel tritt zwischen den Wirbeln beider Klappen hervor; ihm entspricht eine Furche im verdickten Schlossrande. Vorwiegend cambrisch und untersilurisch; vereinzelt bis in den unteren Theil der Kohlenformation. *Obolus, Obolella, Leptobolus, Kutorgina, Neobolus.*

4. Trimerelliden. Kalkschalig, grosse Klappe mit kräftigem Schnabel, Area und Pseudodeltidium; bisweilen Spuren von Schlosszähnen; mit grossen Centralplatten in beiden Klappen. Silurisch; vereinzelt in der Kohlenformation. *Dinobolus, Monomerella, Davidsonella* (Waagen non Munier), *Trimerella* (Uebergang zu den Testicardines).

5. Siphonotretiden. Ungleichklappig, ventrale Klappe gross, mit stark erhabenem, von einem kleinen Loche für den Durchtritt des Muskelstieles durchbohrtem Wirbel. Cambrisch, silurisch. *Siphonotreta, Acrotreta.*

6. Craniaden. Schalen dick, kalkig, mit zahlreichen, verzweigten Canälen; festgewachsen; mit vier grossen Muskeleindrücken, und einem centralen, erhabenen Fortsatze in jeder Klappe. Silurisch—recent. *Crania.*

II. Testicardines. Schlossverbindung mit Zähnen und Schlossfortsatz; das Aufklappen der Schale erfolgt durch die Cardinalmuskeln.

A. Eleuterobranchiata. Ohne verkalktes, freies Armgerüste (ausgestorbene Gruppe).

7. Orthiden (Strophomeniden). Mit langer Schlosslinie mit Area und offener Deltidialspalte oder Pseudodeltidium, vier kräftige Muskeleindrücke in jeder Klappe. Cambrisch—Perm. Hauptverbreitung im Silur.

a) Orthinen. Schalenstructur normal porös (punktirt); Schlossrand der kleinen Klappe mit Andeutungen schwacher Crura. *Orthis, Enteletes.*



b) Strophomeninen. Schalenstructur mit schrägen Poren oder faserig; ohne Spur von Crura. *Strophomena, Leptaena, Streptorhynchus, Orthisina.*

8. Productiden. Von den Orthiden durch das Vorhandensein hohler Stacheln auf der Schalenoberfläche und von festgewachsenen Brachialleisten im Innern der kleinen Klappe unterschieden. Silur — Trias. Hauptverbreitung in Kohlenformation und Perm. *Chonetes, Productus, Strophalosia.*

9. Coralliopsiden. Sehr unregelmässig geformt, korallenähnlich; mit einer dicken äusseren, die normale Schale überwuchernden Schalenschicht; mit Abkammerungen in der grossen Klappe. Permformation. *Richthofenia.*

10. Porambonitiden. Schlosslinie gerade, kurz; in jeder Klappe eine kleine Area mit offener Deltidialspalte. Schaleninneres durch starke Entwicklung der Zahnplatten abgetheilt. Untersilur. *Porambonites.*

B. Pegmatobranchier. Mit freiem Armgerüst; Darmtract der lebenden Arten endet blind, ohne After.

AA. Campylopegmata. Gerüst aus einer Schleife oder nur aus zwei freien Lamellen (Crura) bestehend, ohne verkalkte Spiralkegel.

11. Rhynchonelliden. Schale faserig, Schlosslinie gerundet; Schnabel der grossen Klappe mit unterständigem Loche; Armgerüste nur durch zwei Crura gebildet. Silurisch-recent.

a) Pentamerinen. Schaleninneres durch zwei mächtige Zahnplatten und an diese sich anschliessendes Septum in der grossen Klappe und zwei mächtige Cruralplatten in der kleinen Klappe in Fächer getheilt. *Pentamerus* u. s. w.

b) Camarophorinen. Zahnplatten mässig entwickelt, kleine Klappe mit hohem, löffelförmigem Septum. *Camarophoria.*

c) Rhynchonellinen. Zahnplatten und Septa schwach entwickelt (nur bei *Dimerella* ein starkes Septum in der kleinen Klappe), *Rhynchonella, Rhynchonellina, Terebratuloidea, Atretia, Dimerella.*

12. Terebratuliden. Schale punktirt; Gerüst aus einer Schleife bestehend. Silurisch-recent.

a) Waldheiminen. Wirbel mit endständigem Loch, Gerüst lang, häufig ausser am Schlossrand auch am Grunde der kleinen Klappe angeheftet, bei einzelnen Formen reducirt. *Waldheimia, Meganteris, Centronella, Rensellaeria, Terebratella, Megerlea, Magas, Platidia* u. s. w.

b) Terebratulinen. Wie Waldheiminen, aber mit kurzer Schleife. *Terebratula, Coenothyris, Terebratulina.*

c) Stringocephalinen. Wirbel der grossen Klappe mit grosser Area und unterständigem Loche. Schleife sehr gross und entwickelt; mit riesigem Schlossfortsatze in der kleinen und einem Septum in der grossen Klappe. *Stringocephalus.*

13. Thecidiiden. Schale punktirt, frei oder festgewachsen, Schleife dem Rande parallel und genähert, ausser dem Ansatz am Schlosse mit einer oder

mehreren Anheftungen am Grunde der kleinen Klappe oder in dieser festgewachsen. Kohlenformation — recent.

a) Argiopinen. Schalen frei, mit grosser Area und Deltidialöffnung in derselben. Schleife mit einem oder mehreren Anheftungspunkten in der kleinen Klappe. *Argiope, Cistella.*

b) Thecidiinen. Schale festgewachsen, unregelmässig geformt, vollständig schliessend. Schleife im grössten Theile ihres Verlaufes im Grunde der kleinen Klappe angewachsen; häufig mit entwickelten Kalkwucherungen im Innern. *Thecidium, Pterophloios.*

c) Lyttoniinen. Verwandt den Thecidiinen. Grosse Klappe mit einem grossen mittleren und zahlreichen seitlichen Septen. Kleine Klappe rudimentär, zusammen mit dem Gerüst eine gelappte Platte bildend, welche zwischen die Radialsepten der grossen Klappe eingreift. *Lyttonia, Oldhamina.*

BB. Helicopegmata. Gerüst mit verkalkten, kegelförmigen Kalkspiralen.

14. Atrypiden. Schale faserig, Wirbel der grossen Klappe mit unterständigem Loche wie bei *Rhynchonella.* Spitzen der Spiralkegel gegen die Mitte der kleinen Klappe oder gegeneinander gerichtet. Silur und Devon. *Atrypa, Glassia, Zygospira, Coelospira, Anazyga.*

15. Koninckiniden. Schalen faserig, convex-concav oder durch Anwachsung unregelmässig, mit locker aufgerollten Kalkspiralen, deren Spitzen gegen die grosse Klappe gerichtet sind. Devon (?), Trias, Lias. *Anoplotheca* (?), *Koninckina, Koninckella, Amphiclina, Thecospira.* (Parallelformen der Leptaenen ??)

16. Nucleospiriden. Schale punktirt, mit gerundeter Schlosslinie und endständigem Loche am Schnabel der grossen Klappe. Spiralkegel im Innern, mit den Spitzen gegen die Seitenränder der Schalen gerichtet, an eine einfache Schleife angeheftet. Silur—Trias. *Retzia, Nucleospira, Meristina, Eumetria, Dayia.*

16a. Uncitinen. Schale punktirt, Schlossrand gerundet, Schnabel mit unterständiger Deltidialspalte, Spiralkegel an einfache, durch eine Querbrücke verbundene Crura angeheftet. Isolirter Typus von zweifelhafter Verwandtschaft. Devon. *Uncites.*

17. Athyriden. Schale faserig, Schlossrand gerundet, Schnabel der grossen Klappe mit endständigem Loche. Spiralkegel mit den Spitzen gegen die Seitenränder gerichtet, an einer complicirten Schleife angeheftet. Silur—Trias.

Athyrinen. Schleife ohne ringförmige Bänder. *Athyris, Spirigerella, Kayseria, Whitfieldia, Bifida.*

Meristellinen. An der Schleife zwei eigenthümliche, ringförmige Bänder. *Merista, Meristella.*

18. Spiriferiden. Schalen faserig oder punktirt, mit dreieckiger Area und unterständiger, dreieckiger, oft verschlossener Deltidialöffnung. Spiralkegel,

mit den Spitzen gegen die Seiten der Schale gerichtet, an einfache Crura angeheftet. Silur—Lias.

a) Delthyrinen. Schale faserig, Crura ohne Verbindungsbrücke. *Cyrtia, Spirifer.*

b) Martiniinen. Schale aus zwei Lagen bestehend, von denen nur die äussere deutlich punktirt ist. *Martinia, Martiniopsis.*

c) Suessinen. Schale meist punktirt, selten faserig. Crura durch eine Querbrücke miteinander verbunden. *Cyrtina, Spiriferina, Suessia.*

Nachtrag.

Zu S. 325, Absatz 1. In seinem Lehrbuche der Paläontologie, von welchem mir durch die Güte des Verfassers Aushängebogen vorliegen, hebt Steinmann S. 109 als einen Unterschied zwischen *Heliolithes* und *Heliopora* die dichte Beschaffenheit der Zellwandungen bei ersterer Gattung hervor. Auch Steinmann betrachtet die Tabulaten in demselben Umfange, wie er hier angenommen wurde, als eine zusammengehörige und selbstständige Abtheilung.

Zu S. 375 und 376. In dem angeführten Abschnitte ist die Ansicht von Al. Agassiz, dass die Echinothuriden modificirte Nachkommen von Diadematiden darstellen, ohne ausführliche Begründung angenommen, da kein Widerspruch gegen dieselbe erhoben worden war. In neuester Zeit haben aber P. und F. Sarasin in ihrem schönen und gehaltvollen Werke über Ceylon (Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—1886, Bd. I, Heft 3. Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen. Wiesbaden 1888) die ältere Ansicht von Wyv. Thomson wieder aufgenommen, nach welcher die Echinothuriden unmittelbare Nachkommen der mit imbricirten Tafeln versehenen paläozoischen Perischoëchiniden sind und einen ursprünglicheren Typus als Cidariden und Glyphostomen darstellen. Es ist nicht zu bestreiten, dass die genannten Gelehrten eine Reihe bedeutsamer Argumente für ihre Auffassung anführen, trotzdem aber fühle ich mich dadurch nicht überzeugt und will versuchen, die Gründe hiefür auseinanderzusetzen.

Um ihre Ansicht zu begründen, suchen die Herren Sarasin zunächst nachzuweisen, dass die Echinothuriden nicht von den Diadematiden abstammen können, weil sie in einer Anzahl von Merkmalen ursprünglichere Organisation zeigen als diese. Von solchen Charakteren sind in erster Linie solche zu nennen, welche sich in fossilem Zustande nie oder fast nie erhalten. Dahin gehört das Auftreten imbricirter Platten auf der Mundmembran, welche bei Echinothuriden und Cidariden vorhanden sind und deren Fehlen bei den Diadematiden als ein Beweis für die secundäre Entstehung dieser Familie betrachtet wird. Allein bei genauerer Betrachtung können wir einen solchen Schluss nicht als zwingend betrachten. Da die Tafeln der Mundmembran nur in den allerseltensten Aus-

nahmsfällen erhalten sind, so wissen wir durchaus nicht, wie sich die mesozoischen Diadematiden in dieser Beziehung verhielten; dieselben stammen, wie oben gezeigt wurde (S. 372), von den Cidariden ab, und wir haben gar keinen Anhaltspunkt für die Beurtheilung der Frage, in welchem Zeitpunkte die Tafeln der Mundmembran verloren gegangen sind; dieselben können bei älteren Formen der Diadematiden, bei welchen die Mundeinschnitte noch nicht entwickelt sind, vorhanden gewesen sein und von diesen sich die Echinothuriden abgezweigt haben. Wir können also in den beobachteten Thatsachen nur einen Beleg dafür sehen, dass die Echinothuriden in diesem Punkte conservativer waren.

Analog verhält es sich mit den »Stewart'schen Organen«, deren sorgsame Beschreibung wir P. und F. Sarasin verdanken; wir wissen, dass dieselben bei dem lebenden *Asthenosoma urens* und wahrscheinlich bei allen Asthenosomen und Phormosomen sehr entwickelt sind, und dass bei den lebenden Cidariden und Diadematiden nur Rudimente derselben auftreten, bei den anderen Seeigeln dagegen auch diese fehlen. Wie sich das bei den fossilen Formen verhält, wissen wir nicht; jedenfalls aber geht gerade aus den scharfsinnigen Untersuchungen der Herren Sarasin hervor, dass die starke Ausbildung der Stewartschen Organe mit der beweglichen und dehnbaren Beschaffenheit der Corona bei den Echinothuriden im Zusammenhange steht, und die Entscheidung über die Bedeutung dieser Theile wird daher mit derjenigen über das Wesen der Biegsamkeit bei diesen Formen zusammenfallen.

Nicht von sehr grosser Bedeutung dürfte die Anordnung der Genital- und Augentäfelchen zu einem zehnzähligen Kranze sein, da diese Eigenthümlichkeit bei den älteren Cidariden ebensogut als bei den Echinothuriden und gewissen Diadematiden vorkömmt. Auch die eigenthümliche Lage der Genitalporen kann wenigstens nicht als ein alterthümliches Merkmal gelten.

Von entscheidender Wichtigkeit ist offenbar nur die biegsame Beschaffenheit der Corona und die dachziegelartige Lagerung ihrer Platten. Es kann in keiner Weise bestritten werden, dass die Echinothuriden in diesen Charakteren sich den paläozoischen Seeigeln weit inniger anschliessen als die Cidariden oder Diadematiden. Von diesem Standpunkte müssten also die Echinothuriden als ursprünglichere Typen betrachtet werden, zumal durch die wichtigen Untersuchungen von Döderlein die schon früher sehr wahrscheinliche Annahme, dass die Cidariden von Formen mit imbricirten Tafeln abstammen, zur Gewissheit erhoben worden ist. Wenn ich mich trotzdem der Auffassung der Herren Sarasin nicht anschliesse, so geschieht das, weil ich nachweisen zu können glaube, dass die Beschaffenheit der Corona bei den Echinothuriden nicht ein unmittelbares Erbstück von den Perischoëchiniden der paläozoischen Zeit, sondern eine atavistische Rückkehr zu den Merkmalen dieser darstellt.

Von Bedeutung in dieser Beziehung ist zunächst das geologische Vorkommen der Formen mit imbricirten Tafeln; stark entwickelt finden wir dieses

Merkmal bei Formen aus Silur, Devon und Kohlenkalk, bei permischen Seeigeln ist es nur schwach, noch bedeutend weniger bei solchen der Trias entwickelt; in Lias und mittlerem Jura fehlt es ganz, es tritt uns in ziemlich schwacher Ausbildung dann wieder bei *Pelanechinus* im oberen Jura entgegen, stärker entwickelt bei *Echinothuria* in der Kreide und in höchster Steigerung bei den Asthenosomen der Jetztzeit.

Schon diese Art der Vertheilung spricht sehr gegen eine Continuität der imbricirten Seeigel, allein sie liefert, wie unbedingt eingeräumt werden muss, keinen vollen Beweis. Ein solcher liegt aber in der Entwicklung der ambulacralen Zonen bei *Pelanechinus* und bei den lebenden Echinothuriden. Allerdings fehlt diesen, wie P. und F. Sarasin bemerken, ein wichtiges Merkmal der Glyphostomen, nämlich die Entwicklung ambulacraler Grosstafeln mit mehreren Porenpaaren. Allein wenn wir auch solche nicht finden und bei der allgemeinen Tendenz zur Lösung des Zusammenhanges der Kalktheile gar nicht voraussetzen dürfen, so treffen wir doch eine eigenthümliche Ausbildung und Gruppirung der ambulacralen Plättchen, welche sonst nur bei den Glyphostomen vorkömmt und deren Entstehung aus der einfacheren Bildung der Cidariden wir hier schrittweise verfolgen können. Die Bildung ist nämlich derartig, dass Systeme von je drei Plättchen auftreten, von denen eines grösser ist und eine Stachelwarze trägt, während je zwei kleinere sich in einen Ausschnitt des grösseren schmiegen. Eine solche Differencirung und ein solches Verhältniss kommt im ganzen Gebiete der Seeigel einzig und allein nur bei den Glyphostomen vor, es stellt einen Zustand sehr hoher Modification dar, und der einzige Unterschied zwischen den Echinothuriden und gewissen Glyphostomen beruht lediglich darin, dass die Systeme von je drei Plättchen bei den letzteren verwachsen sind. Jedenfalls stellen in diesem Merkmale, dessen Gewicht dadurch ausserordentlich gesteigert wird, dass wir seine Herausbildung historisch verfolgen können, die Echinothuriden sowohl den Cidariden als den ursprünglicheren Glyphostomen gegenüber entschieden modificirte Typen dar. Rechnen wir dazu noch die sehr grosse Aehnlichkeit von *Pelanechinus* mit den oberjurassischen Hemipedinen, so bilden all' diese Momente zusammen den entschiedenen Beweis, dass die Echinothuriden von Glyphostomen, und zwar vermuthlich von *Hemipedina* oder ihr verwandten Formen abstammen, und dass wir in der Imbrication und Beweglichkeit der Corona eine atavistische Rückkehr zu längst verlorenen Merkmalen der Perischoëchiniden vor uns haben.

Zu S. 383, Absatz 1. Das stark angezweifelte Vorkommen lebender Pygasteriden ist jetzt durch das Erscheinen einer Schrift von Lovén erwiesen: On a recent Form of the Echinoconidae. Bihang till Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Band 13, Afd. IV, Nr. 10. Der winzige Seeigel, welcher ursprünglich als *Pygaster relictus* erwähnt worden war und jetzt den Typus einer neuen Gattung *Pygasteroides* bildet, zeigt deutliche Auriculae, wonach an seiner Stel-

lung nicht mehr gezweifelt werden kann. Bemerkenswerth ist, dass *Pygasteroides* nach Lovén gewisse Anklänge an Clypeastriden zeigt.

Zu S. 400 und 419. Der Meinung gegenüber, dass ich die Bedeutung von *Cystocidaris* und *Palaeodiscus* überschätzt habe, dass diesen Gattungen die von Wyv. Thomson beschriebenen Merkmale nicht zukommen, oder dass *Palaeodiscus* nur auf verstümmelte Exemplare von *Cystocidaris* gegründet sei, war es mir von grossem Werthe, Exemplare beider Formen im britischen Museum untersuchen zu können. Danach kann ich nur die Richtigkeit der Thomson'schen Beobachtungen in fast allen Punkten bestätigen;[1]) *Palaeodiscus* und *Cystocidaris* sind in vieler Hinsicht nahe verwandt, unterscheiden sich aber fundamental in der Bildung der Ambulacra, welche in der That bei der einen Gattung Seestern-, bei der andern Seeigelcharakter zeigt. Entschiedene Verwandtschaft zu diesen beiden Classen wie zu den Cystideen sind vorhanden. Ich gehe nicht weiter auf diesen Gegenstand ein, da Mr. J. Walter Gregory, der mir die betreffenden Stücke zu zeigen die Güte hatte, eine genauere Arbeit über diese wichtigen Typen vorbereitet. — Die von den Herren Sarasin (Forschungen auf Ceylon, a. a. O., S. 150) ausgesprochene Ansicht, dass *Cystocidaris* sich aus den regulären Palaëchinoiden entwickelt habe, kann ich wegen des innigen Zusammenhanges der genannten Gattung mit den Cystideen nicht für richtig halten.

Zu S. 404. An dieser Stelle konnte ich bezüglich des Verhältnisses der Gattung *Calix* Rouault zu *Aristocystites* und *Craterina* nur die Ansicht Barrande's anführen, da mir das Werk von M. Rouault nicht zugänglich war. Seither hatte ich Gelegenheit, dasselbe einzusehen, und kann demnach keinen Zweifel mehr hegen, dass wenigstens ein Theil der unter dem Namen *Calix* abgebildeten Fossilien in die Nähe von *Craterina* und *Aristocystites* oder geradezu zu einer dieser beiden Gattungen gehören.

Zu S. 470. Ich habe an dieser Stelle die Ansichten von Wachsmuth und Springer über den »Consolidationsapparat« von *Cupressocrinus* mitgetheilt und den Gegensatz hervorgehoben, in welchem die genannten Forscher mit den früheren Autoren in dieser Hinsicht stehen. Ich habe seither in mehreren Museen Cupressocrinen gesehen, und kann danach im Gegensatze zu Wachsmuth und Springer nicht an dem Vorhandensein von Nähten zweifeln, welche den »Consolidationsapparat« in fünf interradial gelegene Stücke scheiden.

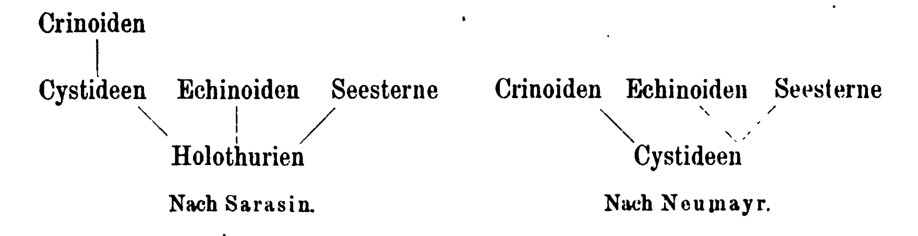
Zu S. 488 Anm. Nach Untersuchung des Originals von *Eucladia Johnstoni* im britischen Museum kann ich bestimmt behaupten, dass diese äusserst merkwürdige Form eine Mittelstellung zwischen Crinoiden und Euryaleen nicht einnimmt. Irgendwelche Beziehungen zu den Crinoiden sind nicht vorhanden. Dagegen ist es bei der überaus sonderbaren Gestaltung sehr schwer, eine posi-

[1]) Nicht bestätigen kann ich die Angaben über die dorsalen Ambulacra von *Palaeodiscus*, da der Erhaltungszustand der vorliegenden Exemplare keine Beobachtung in dieser Hinsicht gestattete.

tive Ansicht über die Bedeutung von *Eucladia* zu äussern; es scheint allerdings, dass Zittel in seiner »Paläontologie« das Richtige getroffen hat, indem er die Gattung neben *Onychaster* stellt; ob aber diese beiden Sippen wirklich Beziehungen zu den Euryaleen haben, ist zum Mindesten noch sehr zweifelhaft; ich halte beide eher für zwei weit voneinander abweichende Vertreter einer selbstständigen, aber jedenfalls in den Kreis der Seesterne im weitesten Sinne gehörigen Gruppe. Für eine weitere Begründung dieser Ansicht ist natürlich hier nicht der Platz.

Zu S. 489. In ihrer mehrfach erwähnten Arbeit über *Asthenosoma urens* sprechen sich P. und F. Sarasin dahin aus, dass die Holothurien als die ursprünglichsten Echinodermenformen zu betrachten seien, von denen die übrigen Classen abstammen, während ich, wie früher, den Cystideen eine solche Bedeutung zuschreibe. Ich kann dem gegenüber nur hervorheben, dass ich in letzter Zeit wichtiges Material für das Studium der wichtigsten Uebergangsformen, auf die sich meine Ansicht stützt, in Händen gehabt habe, und dass ich durch dessen Untersuchung meine Anschauung durchaus bestätigt finde. Ich glaube, dass an einem unmittelbaren Zusammenhange sowohl der Blastoiden und Crinoiden, als auch der Seesterne und Seeigel mit den Cystideen nicht mehr gezweifelt werden kann.

Es fragt sich nun, wie sich hiezu die Sarasin'sche Ansicht verhält. Ich habe mich in dem vorliegenden Werke absichtlich und aus naheliegenden Gründen der Holothurien-Frage gegenüber so zurückhaltend als möglich geäussert, und bin auch jetzt nicht in der Lage, über diesen dem paläontologischen Gebiete so ferneliegenden Gegenstand ein selbstständiges Urtheil abzugeben. Wenn ich aber auch die Sarasin'sche Auffassung der Holothurienmorphologie als richtig annehme, so kann ich den Widerspruch mit der hier vertretenen Anschauung nicht als sehr tiefgreifend betrachten, oder glaube wenigstens, dass der Unterschied geringer ist, als er auf den ersten Blick erscheint. Die Abstammung der Crinoiden und damit wohl auch implicite diejenige der Blastoideen von den Cystideen wird von Sarasin anerkannt, dagegen werden die Seeigel bestimmt, die Seesterne vermuthungsweise von den Holothurien abgeleitet, welche auch als die Stammformen der Cystideen betrachtet werden und diesen näher stehen sollen als irgend eine andere der lebenden Echinodermenclassen. Graphisch dargestellt wären demnach die Ansichten folgende:



Nimmt man nun an, dass in der Sarasin'schen Hypothese die einzelnen aus den Holothurien sich entwickelnden Stammreihen an ihrer Ursprungsstelle nahe miteinander verwandt waren, so ist der Unterschied der Ansichten kein allzu grosser. Ohne eine nahe Verwandtschaft zwischen Holothurien und Cystideen zu bestreiten oder überhaupt über diese Seite der Frage eine Ansicht äussern zu wollen, muss ich jedoch darauf beharren, dass die von mir geäusserte Ansicht mit dem vorliegenden fossilen Material in besserem Einklange steht wegen des Vorhandenseins von Uebergängen zwischen Cystideen, Seesternen und Seeigeln. Auch der Umstand dürfte ins Gewicht fallen, dass aller Wahrscheinlichkeit nach die Fünfzähligkeit des Echinodermenbaues sich erst innerhalb der Cystideen entwickelt.

Zu S. 492 ff. Von grosser Wichtigkeit scheint es mir, dass P. und F. Sarasin in ihrem öfter erwähnten Werke auf ganz verschiedenem, rein zoologischem Wege zu der Ansicht kommen, dass eine wirkliche Homologie zwischen dem Crinoidenkelche und den elf Tafeln im Scheitel der Salenien und der jungen Glyphostomen nicht existirt, dass die letzteren nur ein »Crinoidenphantom« darstellen. (A. a. O., S. 148.)

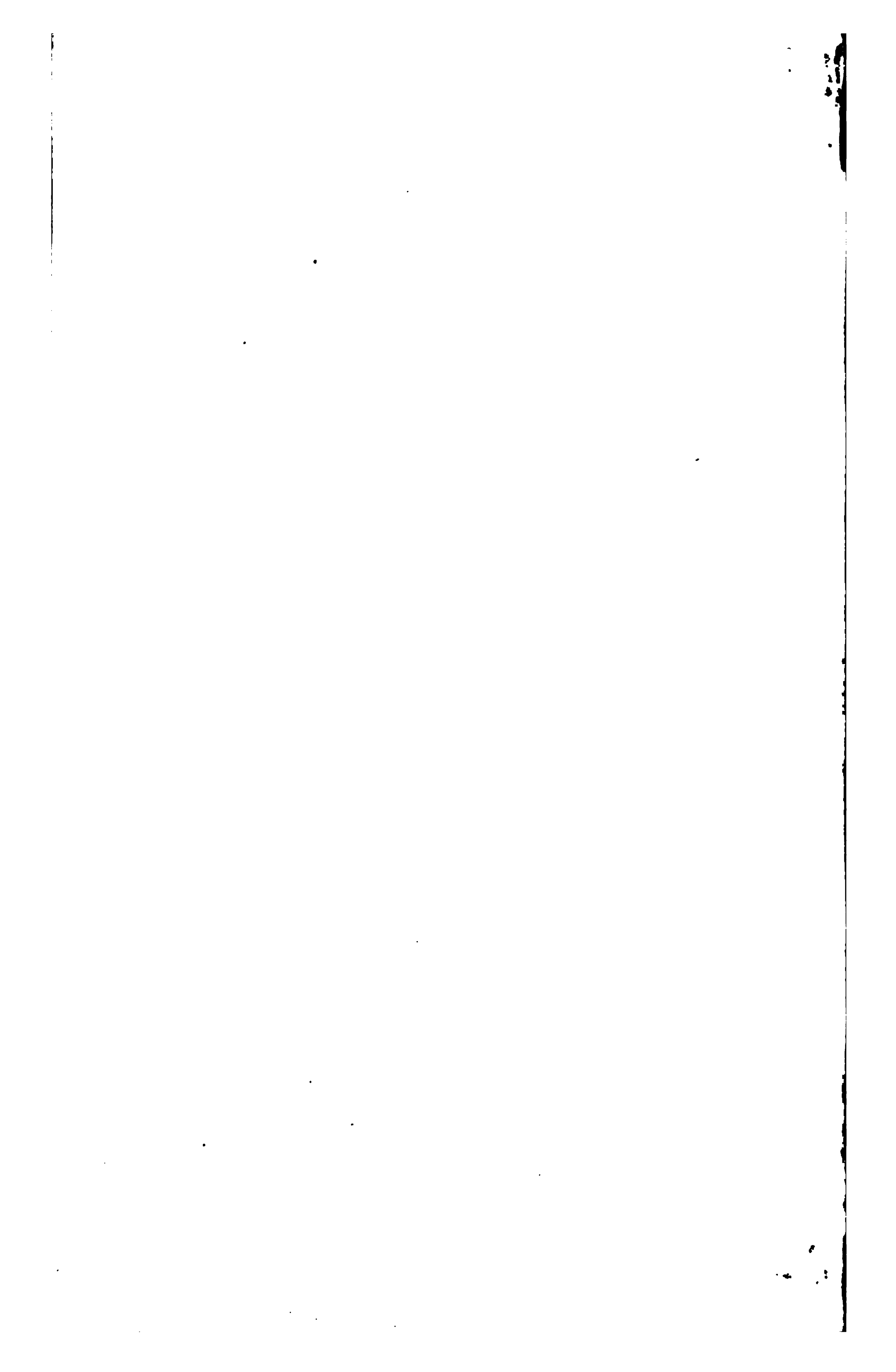
Zu S. 499. Die Ansicht, dass die Homologisirung der Rückenrosette der Ophiuren mit dem Crinoidenkelche durchaus unrichtig ist, wird schon von Sarasin in der bestimmtesten Weise ausgesprochen. (A. a. O., S. 151.)

Zu S. 501 ff. Zu diesem Abschnitte ist zu bemerken, dass der von Lovén beschriebene *Pygasteroides relictus*, ein sehr alterthümlicher Typus, nicht der Tiefsee angehört. Vergl. oben S. 579.

Zu S. 535, Z. 1—6. Herr Professor Benecke in Strassburg hatte die Güte, mir eine grössere Anzahl von Exemplaren der sogenannten *Orthoidea* aus dem lothringischen Lias zu zeigen; danach kann ich nicht annehmen, dass man es mit einer selbstständigen und ausgewachsenen Form der Orthiden zu thun habe. Die Ansicht von Deslongchamps, dass es sich um Jugendexemplare eines Terebratuliden (nach Deslongchamps *Waldheimia numismalis*) handle, ist vermuthlich richtig.

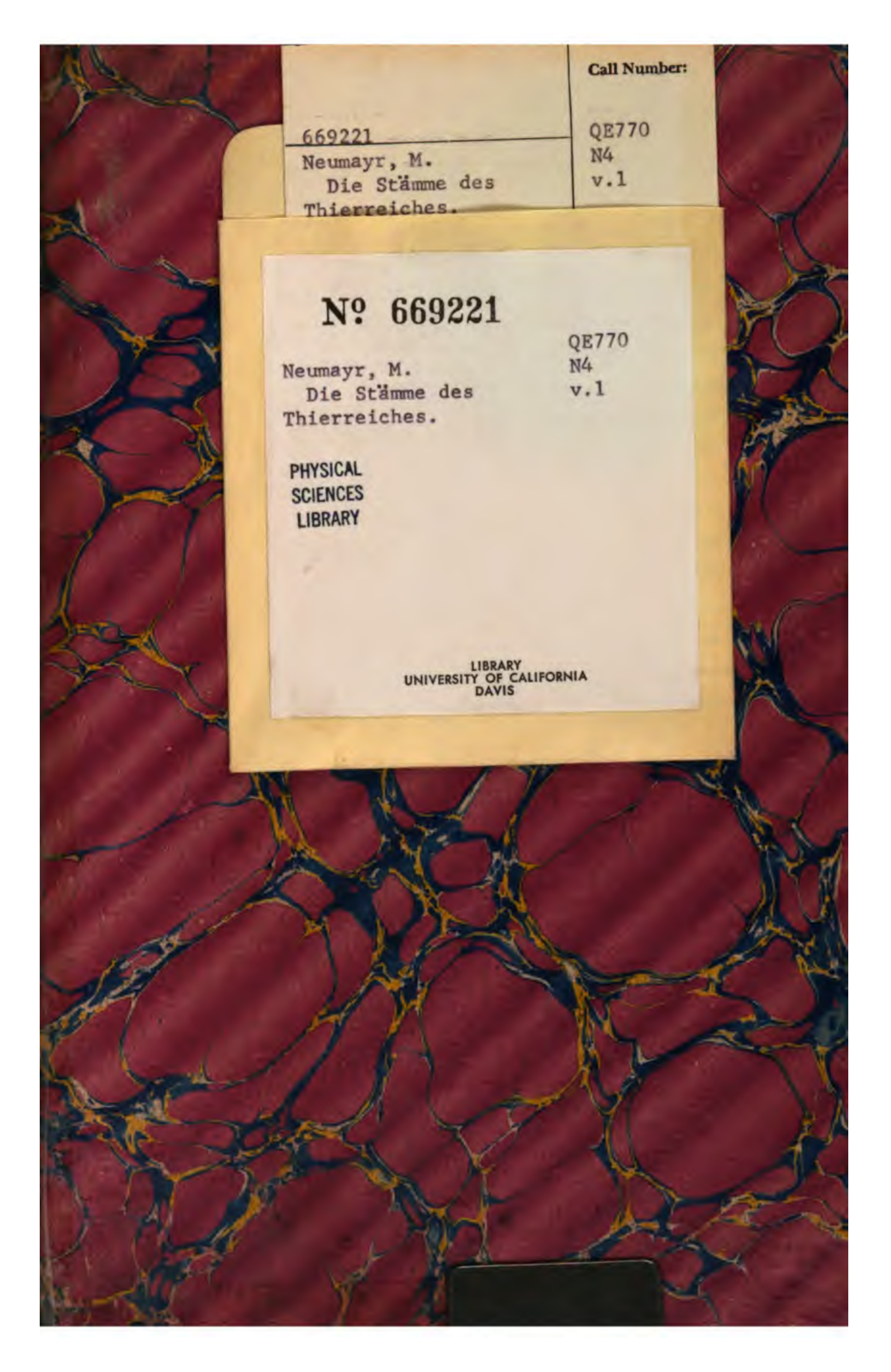
Zu S. 551, Z. 3 von unten. In neuerer Zeit hat Bittner in der oberen Trias der Alpen zwei Gattungen *Nucleatula* und *Juvavella* nachgewiesen, welche in der Form ihres Armgerüstes sich an die paläozoische *Centronella* anschliessen. Von diesen zwei triadischen Typen scheint die eine, *Nucleatula,* Faserschale zu besitzen. Bestätigt die mikroskopische Untersuchung von Dünnschliffen das Fehlen von Punktirung, so hätten wir darin eine wesentliche Abweichung von der sonst bei allen Terebratuliden durchbohrten Schalenstructur. Vergl. Bittner, Ueber das Auftreten von Terebrateln aus der Unterfamilie der Centronellinen in der alpinen Trias. Wien, Verhandlungen der geologischen Reichsanstalt 1888, Nr. 5.

Register.






THIS BOOK IS DUE ON THE LAST DATE
STAMPED BELOW
RENEWED BOOKS ARE SUBJECT TO IMMEDIATE
RECALL
LIBRARY, UNIVERSITY OF CALIFORNIA, DAVIS
Book Slip-50m-8,'69 (N831s8) 458-A-31/5


Call Number:
669221
Neumayr, M.
Die Stämme des
Thierreiches.
QE770
N4
v.1
Nº 669221
Neumayr, M.
Die Stämme des
Thierreiches.
QE770
N4
v.1
PHYSICAL
SCIENCES
LIBRARY
LIBRARY
UNIVERSITY OF CALIFORNIA
DAVIS